Paul Buchner

Tier und Pflanze

in intrazellularer Symbiose

[illegible]


MBL/WHOI
0 0301 0016591

TIER UND PFLANZE

IN INTRAZELLULARER SYMBIOSE

VON

PAUL BUCHNER

A. O. PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN

MIT 103 ABBILDUNGEN UND 2 TAFELN

BERLIN

VERLAG VON GEBRÜDER BORNTRAEGER

W 35 SCHÖNEBERGER UFER 12a

1921

Buchdruckerei des Waisenhauses in Halle a. d. S.

RICHARD HERTWIG

ZUM SIEBZIGSTEN GEBURTSTAGE

GEWIDMET



Vorwort

Noch vor wenigen Jahren dachte man, daß das Gebiet intrazellularer Symbiose zwischen Tier und Pflanze mit den Vorkommnissen von Zoochlorellen und Zooxanthellen in Protozoen, Schwämmen, Cölenteraten und Turbellarien im wesentlichen umschrieben sei. Absicht dieses Buches ist es, zu zeigen, daß wir in dieser Hinsicht umlernen müssen. Auf eine Welle gesteigerten Interesses in den achtziger Jahren, das die Erkenntnis der wahren Ursachen des „tierischen" Chlorophylls erweckt hatte, folgte zunächst eine weniger ergiebige Periode, bis die Entdeckungen von Pierantoni und Šulç einen neuen Abschnitt einleiteten, der die intrazellulare Symbiose erneut in den Mittelpunkt biologischer Forschung zu stellen geeignet ist. In ungeahntem Grad erweiterte sich in den letzten zehn Jahren das Gebiet, auf immer neue Tiergruppen sich ausdehnend und stets neue Erscheinungen der Biologie und Physiologie der Wirbellosen in seinen Bereich ziehend. Sein Charakter bringt es mit sich, daß dabei zunächst Anatomie, Histologie, Cytologie und Entwicklungsgeschichte in gleichem Maße interessiert sind, daß aber außer dem Zoologen auch der Botaniker, der Physiologe, der Gärungstechniker und Bakteriologe nicht länger daran vorübergehen können.

Die neuerschlossenen Seiten der Symbiose lassen die Einheitlichkeit der Algensymbiose vermissen; die Aufgaben, die hier mit den mannigfachsten Mitteln gelöst werden, sind ungleich verschiedenartigere, und was wir bisher darüber in Erfahrung gebracht haben, ist in einer weit zerstreuten Literatur niedergelegt. Dadurch, daß ich in dem vorliegenden Buche unser gesamtes Wissen von der intrazellularen Symbiose dargestellt habe, hoffe ich, den gleichmäßigen Ausbau zu fördern; dem Zoologen soll gezeigt werden, daß hier fast über Nacht ein ganz neues Spezialgebiet erstanden ist, dem Botaniker und Physiologen, der den Objekten und der Literatur ferner steht, die Möglichkeit gegeben werden, sich rasch zu orientieren und mit seinen Fragestellungen an das Problem

heranzugehen. Es war also nicht meine Absicht, nur einen rasch zu durchfliegenden und unterhaltsam zu lesenden Überblick zu geben, sondern eine in die Einzelheiten gehende Grundlegung, auf der weitergebaut werden kann. Gerade das sorgfältige Studium der letzten Einzelheiten ist es, das uns die oft erstaunliche Innigkeit der gegenseitigen Anpassung enthüllt.

Ich habe dabei auch die Zoochlorellen und Zooxanthellen nicht ausgeschlossen, denn wir besitzen über ihr Vorkommen und Verhalten bis heute keinerlei Zusammenfassung. Sich über unser diesbezügliches Wissen in möglichst erschöpfender Weise zu orientieren, erforderte ein mühsames, leider oft in keinem Verhältnis zu dem Ergebnis stehendes Durchsuchen der systematischen Literatur, in der da und dort Angaben hierüber niedergelegt sind. Dadurch sind aber auch erst die zahlreichen Lücken unserer Kenntnisse offenbar geworden, die aufgedeckt zu haben hoffentlich den ersten Schritt zu ihrer Ausfüllung bedeutet; auch gewinnen wir so erst einen Hintergrund, auf dem die ungleich komplizierteren Symbiosen bei Insekten, Leuchttieren u. a. zu voller Geltung kommen.

Stellt der Abschnitt über die Algensymbiosen eine rein literarische Studie dar — nur die Mitteilungen über die Zooxanthellen in den Vellelen gehen auf unveröffentlichte Untersuchungen zurück, zu denen ich M. Kuskop veranlaßte —, so beruht insbesondere die Darstellung der Insektensymbiose fast durchaus auf eigener Anschauung. Hier habe ich auch zahlreiche bisher an anderen Orten nicht oder nur in Kürze mitgeteilte Studien verwertet. Dies gilt für die Cocciden, wo vor allem die auf Lecaniinen, Coccinen und Orthezinen bezüglichen Abschnitte viel Neues enthalten, ferner für die Pediculiden, über die ich bisher nur in Kürze berichtete. Auch der in jeder Hinsicht abweichende symbiontische Zyklus der Anobien wird zum erstenmal lückenlos aufgedeckt. Die eigenartigen Verhältnisse der Camponotus-Entwicklung werden durch Berücksichtigung der Symbionten verständlich gemacht, komplizierte Mycetombildungen bei Psylliden und Cicaden durch eine neue Hypothese einer Klärung genähert und über ein Bakterien führendes Organ der Bettwanze erstmalig Mitteilung gemacht. An zwei Stellen konnte der Inhalt des Buches durch Untersuchungen von Schülern in wünschenswerter Weise ergänzt werden; es werden hier zum erstenmal die Ergebnisse W. Sells vorgetragen, der die vielumstrittene Frage der „Pseudovitellus“entstehung im viviparen Aphidenembryo definitiv zu be-

antworten vermochte, sowie solche H. Fränkels, die unser Bild von der Blattidensymbiose und ihrer Vererbung erweitern.

Die neuen Ergebnisse, die das Gebiet der Leuchtsymbiose gezeitigt hat, machten es nötig, die Erfahrungen über die Physiologie des nun als Bakterienleistung erkannten Lichtes neu zu orientieren. Damit wird im folgenden der Anfang gemacht und gezeigt, wie es hier nicht genügt, schon Bekanntes umzudeuten, sondern wie entsprechend den veränderten Fragestellungen auch erneute Experimente erforderlich sind. Insbesondere findet man eine eingehende Darstellung unserer Erfahrungen über das von mir schon 1914 als symbiontisches Leuchten erkannte Pyrosomenlicht, dessen Verhalten bei der weiteren Erforschung der „tierischen" Lichterscheinungen als Norm dienen kann. Auch meine Beobachtungen über den Sitz des Leuchtens bei Ctenophoren finden sich hier zum erstenmal etwas ausführlicher.

Mancher wird es dem Verfasser auch danken, daß er mit Untersuchungen bekannt wird, die während der Kriegsjahre außerhalb Deutschlands gemacht wurden, wie den aufschlußreichen Pierantonis über das Leuchten der Cephalopoden oder den botanischen Ergebnissen Peklos. Daß es auch an symbiontischen Phantasien nicht gefehlt hat, mag dem Kapitel über Portiers Buch „Les Symbiotes" entnommen werden.

Schließlich obliegt es mir noch, all denen herzlich zu danken, die mir geholfen haben, indem sie mich teils mit ausländischer Literatur der Kriegsjahre, teils mit Material oder Bestimmungen unterstützten, wie die Herren Peklo und Nemeç in Prag, Pierantoni in Neapel, Vonwiller in Zürich, Lindinger in Hamburg, Hobmaier in Berlin, Menzel und mein Freund Schwabe in Basel.

Auch der Inhaber der Verlagsbuchhandlung, Herr Dr. Thost, hat mich erneut durch sein bereitwilliges Entgegenkommen in allen Fragen der jetzt so erschwerten Drucklegung des Buches zu aufrichtigem Dank verpflichtet.

München, im Juli 1920

Paul Buchner



Inhalt

I. Symbiose der Protozoen, Schwämme und Cölenteraten mit Zoochlorellen und Zooxanthellen

1. Geschichtlicher Überblick über die Erkenntnis der Symbiose

Schon lange ist es den Zoologen, die die mannigfache niedere Tierwelt des Süßwassers durchforschten, aufgefallen, daß es in ihr eine ganze Anzahl wunderschön grün gefärbter Formen aus den verschiedensten Tiergruppen gibt; man fand grüne Amöben, nackte und gehäusetragende, grüne Infusorien, freute sich an der zierlichen Hydra viridis, entdeckte lichtgrüne einfachgebaute Würmer (Turbellarien), sah die Krusten und Äste des Süßwasserschwammes häufig grün gefärbt, und bei genauerem Zusehen ließ sich die Färbung als an kleine chromatophorenähnliche Gebilde gebunden erkennen. Daß man dabei an die gleiche Färbung der Pflanzen dachte und ähnliche Ursachen für ihre Ergrünung mutmaßte, lag nahe, aber zu einer wissenschaftlich begründeten Feststellung, daß in einer Reihe von Tieren echtes Chlorophyll vorhanden ist, kam man erst in den fünfziger Jahren des vergangenen Jahrhunderts. Siebold erklärte schon 1849, wohl als einer der ersten, daß nach seiner Meinung Hydra viridis und andere grüne Tiere ihre Färbung wenn nicht einem mit Chlorophyll identischen, so doch diesem sehr nahe stehenden Körper verdanken. Eine Gewißheit brachten bald darauf Max Schultzes Untersuchungen über das Verhalten des tierischen Grüns einer Reihe von Chemikalien gegenüber (1851). Er studierte die Einwirkung konzentrierter Schwefel- und Salzsäure, Kalilauge und Ammoniak und fand, daß der Farbstoff in Äther und Alkohol ganz ebenso in Lösung ging wie pflanzliches Chlorophyll und daß er sich durch essigsaures Bleioxyd daraus niederschlagen läßt. Auf Grund seiner vergleichenden Prüfung kam er zu dem Schluß, daß die Grünfärbung von Vortex, Hydra und Stentor tatsächlich durch echtes Chlorophyll bedingt ist. Auch Cohn gelangte noch im gleichen Jahre zu derselben Überzeugung und Forscher wie Stein (1854) und Claparède und Lachmann (1858) schlossen

sich ihr an. Weiter ausgebaut wurde die Kenntnis vom „tierischen Chlorophyll" auch durch spektroskopische Untersuchungen, die Lankester (1868), Cohn und Schröder (1872) und H. C. Sorby (1873, 1875) anstellten. Spongilla, Hydra und die Ciliatenkolonien des Ophrydium wurden von ihnen mit dem Ergebnis geprüft, daß das Spektrum die für das pflanzliche Chlorophyll typischen Absorptionsstreifen im Rot aufzeigte.[1] Den Schlußstein in dem Gebäude der Beweise fügte Geddes hinzu, als es ihm gelang an Convoluta (Turbellar) darzutun, daß grüne Tiere es auch insofern den Pflanzen gleichtun, als sie Sauerstoff ausatmen (1878). Th. W. Engelmann (1883) vermochte, als er sich mit der grünen Vorticella campanula beschäftigte, nur noch die Schlüsse seiner Vorgänger zu bestätigen.

So konnte dank dieser Untersuchungen um das Jahr 1880 kein Zweifel mehr darüber bestehen, daß sich in vielen niederen Tieren Chlorophyll in reichlichen Mengen findet. Keineswegs aber bestand Einstimmigkeit darüber, wie dieses Vorkommen zu deuten sei. Durfte man daraus den gewichtigen Schluß ziehen, daß es Tiere gibt, die in ihren Zellen ihnen wirklich eigenes Chlorophyll produzieren und sich dann — die physiologischen Grenzen der Organismenreiche verwischend — auch wie Pflanzen zu ernähren vermögen, oder handelte es sich vielleicht um von außen aufgenommene kleinste pflanzliche Lebewesen, die im Tiere nun als Parasiten wuchern, oder stellen die zahllosen grünen Partikelchen am Ende gar nur pflanzliche Nahrung dar, die allmählich verdaut wird, und muß so die Erscheinung alles Besonderen entkleidet werden?

Die zuletzt berührte Möglichkeit läßt sich von vorneherein unschwer ausscheiden. Man kann solche Tiere wochen- und monatelang in reinem Wasser halten, das eine Neuaufnahme von grünem Futter unmöglich macht, und wird trotzdem nicht erleben, daß die schon vorhandenen grünen Einschlüsse allmählich weniger werden; die beiden ersten aber fanden jede ihre Anhänger.

Für die endogene Natur des Chlorophylls der Tiere traten Geddes, Lankester, Kleinenberg, McMunn u. a. ein. Der letztere erweiterte das Problem in einer nur Verwirrung stiftenden

---

1) Während Lankester bei Hydra ein solches Spektrum fand, kam er bei Spongilla zur Auffassung, daß hier das Spektrum nicht mit dem des pflanzlichen Chlorophylls identisch ist. Er ist jedoch hierbei zweifellos einer Täuschung zum Opfer gefallen, denn Sorby konstatierte auch für dieses Objekt das zu erwartende Verhalten, und Brandt veranlaßte zudem noch eine Nachprüfung, die Sorbys Angaben durchaus bestätigte (1882).

Weise, indem er in allen möglichen Tieren ein „Enterochlorophyll“ feststellte, das sich von echtem Chlorophyll ganz wesentlich unterschied, das er aber doch auch als tierisches Chlorophyll ansprach. Überhaupt verfiel man eine Zeitlang allzuleicht in den Fehler, überall, wo grüne oder grünlichbraune Farben auftreten, nun sofort Chlorophyll zu vermuten; wir werden später hören, daß dies z. B. bei dem grünen Farbstoff der Bonellia der Fall war und mit dem Antheagrün vieler Aktinien verhielt es sich ähnlich.

Gegen die Meinung Geddes und Lankesters ließ sich von vornherein gar manches einwenden; vor allem, daß weitaus der größte Teil jener grünen Süßwassertiere gar nicht selten auch farblos gefunden wird und daß diese, dem Lichte ausgesetzt, keineswegs zu ergrünen vermögen, wie man das erwarten sollte, wenn tatsächlich das Chlorophyll ein Produkt tierischen Stoffwechsels wäre, und wie wir das von den Pflanzen gewohnt sind. Eine wesentliche Stütze für die selbständige Natur der Chlorophyllkörner brachte auch Hamann (1882) bei, als er nachwies, daß diese im Ei der Hydra nicht neu entstehen, wie Kleinenberg meinte, sondern in dieses einwandern, womit zum ersten Male eine Übertragung von Symbionten durch Infektion der Eizellen festgestellt wurde. Dazu kamen eine Anzahl morphologischer Bedenken. Eine genauere Untersuchung der Einschlüsse ergab, daß sie vollständige Zellen darstellten, daß ein gefärbter Plasmateil (Chromatophor) in ungefärbtes Protoplasma eingelagert ist und daß dieses zumeist von einer deutlichen Zellulosemembran begrenzt wird. All dies sind aber Charakteristika, die für die Chlorophyllkörper der Pflanzen, in denen wir nur Zellorgane zu sehen haben, nicht zutreffen. Auch hatte man sich zu der Zeit, als diese Fragen in den Vordergrund des Interesses gerückt wurden, eben zu der Überzeugung durchgerungen, daß die so oft derartige Einschlüsse enthaltenden Rhizopoden und Ciliaten einzellige Organismen seien, in deren Struktur also kein Platz mehr für eine Menge weiterer kleiner zum Tier gehöriger Zellen ist, in denen sich höchstens andere parasitäre Einzellige einnisten können. Zu alledem gesellte sich noch der wichtige Beweis, daß die fraglichen „Chlorophyllkörner“, gewaltsam aus dem Tier entfernt, sehr wohl weiterzuleben vermögen, während die Chromatophoren einer Pflanzenzelle hierbei zugrunde gehen müssen.

Solche Beobachtungen und Überlegungen führten ungefähr um die gleiche Zeit mehrere Zoologen dazu, die endogene Natur des „tierischen Chlorophylls“ entschieden in Abrede zu stellen

und alle diese Einschlüsse für pflanzliche Parasiten oder Commensalen zu erklären. Geza Entz tat dies in einer zunächst völlig unbekannt gebliebenen, weil ungarisch geschriebenen Untersuchung (1876), Brandt folgte, von ihm gänzlich unabhängig, 1881, Geddes 1882. Ihren Mitteilungen wohnte soviel Überzeugendes inne, daß von nun an an der Richtigkeit ihrer Auffassung keine ernstlichen Zweifel mehr aufkommen konnten, wenn auch vor allem Lankester ihr noch lange Widerstand leistete.

Gleichzeitig mit jenen Fortschritten auf dem Gebiet der grünen Einmieter, die Brandt (1881) als Zoochlorellen bezeichnete, eröffnete sich jedoch ein zweites, umfangreiches Gebiet derartiger intrazellularer Verquickung von Tier und Pflanze. Ganz ähnlich wie man unter den Süßwassertieren schon lange von jenen grünen Einschlüssen Kenntnis hatte, wußte man auch schon seit den Studien eines Joh. Müller, Agassiz, Häckel, Moseley, Vogt, Huxley und manches anderen den Grund zu unserer Kenntnis der niederen Tierwelt des Meeres legenden Forschers, daß in sehr vielen marinen Organismen, Protozoen, Schwämmen und allen möglichen Cölenteraten, regelmäßig leuchtendgelbe bis rötlichbraune und braune Gebilde vorkommen, über deren Bedeutung man alle möglichen Vermutungen anstellte, die man aber allgemein als integrierende Bestandteile der betreffenden Tiere ansah. Hier war Cienkovsky (1871) der erste, der triftige Gründe für eine parasitäre Natur derselben anführen konnte, als er bei Radiolarien, wo man längst ihre Zellnatur, Kern, Stärkeeinschlüsse, Membran erkannt hatte, diese „gelben Zellen“ den Tod des Tieres überleben sah, indem sie sich in einen Flagellatenzustand verwandelten und monatelang sich freudig weitervermehrten. R. Hertwig, der zunächst nur zögernd sich dieser Deutung für die Radiolarien anschloß, erkannte dann selbst 1879, daß die recht ähnlichen Einschlüsse im Entoderm zahlreicher Aktinien selbständig vegetierende Algen darstellten, und die nächsten Jahre vermehrten rasch noch weiter, insbesondere durch wertvolle Arbeiten von Geddes und vor allem von Brandt (1883), unsere Kenntnisse von dem Zusammenleben mariner Tiere mit „Zooxanthellen“, wie letzterer sie im Gegensatz zu den grünen Zoochlorellen taufte.

Man begnügte sich jedoch nicht, die Tatsache dieser so häufigen und doch so merkwürdigen Vergesellschaftungen einwandfrei festgestellt zu haben, sondern versuchte auch von Anfang an, sich über ihre physiologische Bedeutung Klarheit zu verschaffen. War

man berechtigt, angesichts der Tatsache, daß man nirgends einer Schädigung der bewohnten Tiere begegnete, und daß man manche Formen, wie Hydra viridis oder viele Protozoen und andere Cölenteraten, überhaupt nie oder fast nie algenfrei antraf, die gelben und grünen Algen als Parasiten zu bezeichnen, wie es die älteren Autoren mit Vorliebe taten? Entz, Geddes, Brandt, Famintzin diskutierten diese Frage nicht nur, sondern brachten in ihren Arbeiten auch zahlreiche neue Anhaltspunkte für ihre Beantwortung, insbesondere ist es als ein Verdienst Geddes und vornehmlich Brandts zu bezeichnen, auf experimentellem Wege an die Lösung dieser Frage gegangen zu sein.

Das Resultat ihrer Bemühungen war, daß man die Algen nicht mehr als Parasiten oder auch nur als unschädliche Commensalen ansah, sondern zu der Überzeugung kam, daß Tier und Pflanze eine, wenn auch in den einzelnen Fällen engere oder lockerere Symbiose eingegangen haben, also ein Abhängigkeitsverhältnis, aus dem für die beiden Partner wechselseitig Vorteile entspringen, eine Auffassung, die von exakten physiologischen Versuchen unserer Tage nur bestätigt und weiter ausgeführt werden konnte.

Wie auch unsere Kenntnisse von der Verbreitung symbiontischer Zoochlorellen und Zooxanthellen, von ihrem Verhalten bei der Fortpflanzung der Tiere, von ihrem feineren Bau und ihrer systematischen Stellung in mannigfacher Weise in der Folge noch ausgebaut wurden, wird aus den folgenden Seiten zu entnehmen sein. Dabei wird sich auch immer wieder Gelegenheit geben, die kurze Skizze der historischen Entwicklung der Kenntnis von der Algensymbiose durch einzelne Daten zu ergänzen.

2. Vorkommen von Zoochlorellen bei Protozoen und ihr Verhalten bei deren Fortpflanzung

Die Symbiose der Protozoen mit Zoochlorellen hat sich vor allem im Süßwasser entfaltet, nur ganz vereinzelt leben grüne Algen auch in einzelligen Tieren des Meeres, wo an ihre Stelle die erst in zweiter Linie behandelten Zooxanthellen zu treten pflegen. Was die Verteilung der Erscheinung auf die einzelnen Gruppen anlangt, so stellen in erster Linie Rhizopoden und Ciliaten das Kontingent symbiontisch lebender Arten, während unter den Flagellaten lediglich einige wenige Fälle zu verzeichnen sind. Die parasitischen Sporozoen kommen natürlich infolge ihrer vom Licht

abgeschiedenen Lebensweise überhaupt nicht in Frage. Zunächst sei berichtet, was wir an Wesentlichem von symbiontisch lebenden Rhizopoden wissen. Bütschli glaubte in seiner klassischen Darstellung der Protozoenkunde noch an einer endogenen Natur der von diesen Tieren so oft eingeschlossenen grünen Körperchen festhalten zu müssen (1880—82), obwohl Schneider (1870) und Greeff (1869, 1875) — beide allerdings unter dem Banne der Vorstellung von der tierischen Natur des Chlorophylls — die Gebilde bereits bei Heliozoen als echte Zellen mit Kern und Membran beschrieben und sie mit den „gelben Zellen" der Radiolarien in Zusammenhang gebracht hatten, und Hertwig und Lesser bereits an eine Beziehung derselben zu der aufgenommenen grünen Nahrung dachten (1874). In die Zeit der Niederschrift von Bütschlis Protozoen aber fielen bereits die aufklärenden Studien Brandts (1881), der sich mit Entschiedenheit für die selbständige Natur der grünen Körper einsetzte, und die weitere Verbreitung des schon 1876 gehaltenen Vortrages von Entz, die zur Folge hatten, daß ihre Auffassung von nun an als die allein zu Recht bestehende von allen Seiten angenommen wurde und auch Bütschli in den weiteren Bänden seines Werkes sich ihr anschloß.

Wenn wir auch heute über eine große Anzahl von Einzelbeobachtungen über grüne Rhizopoden verfügen, so handelt es sich doch fast durchweg mehr um gelegentlich gemachte Notizen vorwiegend systematisch interessierter Autoren, wie Archer, Leidy, Pénard u. a., kaum je aber sind die grünen Formen um der Symbiose willen Gegenstand eingehender moderner Untersuchung gewesen.[1] Geht man diese vielen Angaben durch, so bekommt man zunächst den Eindruck, daß sich ohne jede Gesetzmäßigkeit eben bei allen diesen mannigfachen Amöben, Foraminiferen und Heliozoen hie und da grüne Algen einnisten können. Bei genauerem Zusehen

1) Um einen Begriff von der Häufigkeit der Vergesellschaftung zu geben, sei hier eine Anzahl mehr oder weniger oft mit Zoochlorellen infiziert zu findender Rhizopoden mitgeteilt, eine Liste, die sich durch genauere Durchsicht der systematischen Literatur noch beträchtlich erweitern ließe: Actinophrys; Acantocystis aculeata, chaetophora, pectinata, viridis; Actinosphaerium; Amoeba proteus, viridis, vespertilio; Amphitrema-Arten; Chondropus viridis; Ciliophrys infusionum; Cochliopodium vestitum; Dictyosphaera; Difflugia pyriformis, globulosa, nodosa, acuminata, lobostoma, rubescens, manicata, viscidula, gramen, truncata; Diptocystis gracilis; Heleopora picta; Hyalosphenia papilio; Heterophrys myriapoda; Raphidiophrys viridis, elegans.

aber können wir doch die Rhizopoden mit Pénard (1902) sehr wohl in drei Gruppen einordnen, von denen die erste nur Formen enthält, die allem Anschein nach stets Zoochlorellen führen. An welchem Ort der Erde man sie auch sammelt — es handelt sich ja hier um lauter Kosmopoliten —, stets leben sie im Verein mit ihren Algen. Hierher gehören: Heleopora picta Leidy, von der zwei so erfahrene Rhizopodenforscher wie Leidy und Pénard nie ein farbloses Individuum gesehen haben (Fig. 1), Difflugia gramen Pénard, Diff. amphora Leidy, Diff. lobostoma, bei der Pénard die Algen als offenbar nahezu unerläßlich ansieht, Amphitrema flavum Archer, Amph. stenostoma Nüsslin, Amph. wrightianum Archer, Cucorbitella mespiliformis Pénard, Cochliopodium vestitum Archer und die schöne Hyalosphenia papilio Leidy, die ihr Entdecker in Amerika nur grün antraf und die Pénard in der Schweiz, in Deutschland und in Schweden auch nie anders sah.

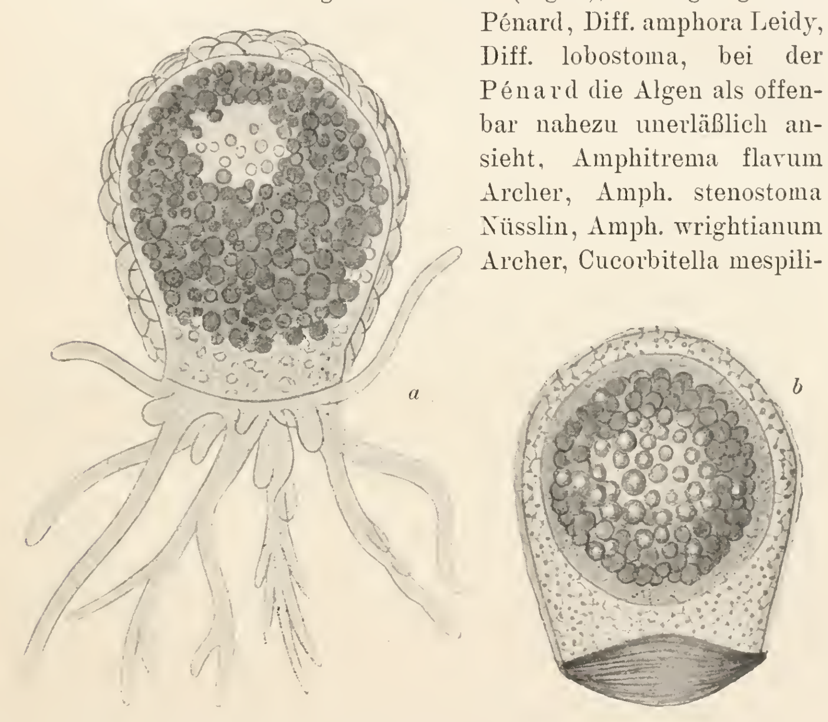


Fig. 1. Heleopora picta: *a*) freilebend, *b*) encystiert. Nach Leidy.

Die zweite Gruppe besteht aus Tieren, die wohl auch für Zoochlorellen empfänglich sind, daher auch oft solche aufnehmen, aber doch nur als fakultative Algenzüchter angesehen werden dürfen. Auch hier wären sehr viele Formen zu nennen, wie Difflugia pyriformis, rubescens Pén., viscidula Pén., dann viele Helio-

zoen, Actinosphaerium Eichhorni[1], Acanthocystis, Heterophrys-Arten, Raphidiophrys viridis Archer, Raphidiophrys elegans Hertw. u. Less., Actinophrys, Amoeba proteus und so manche andere.

Der Rest würde alle Arten und Gattungen vereinen, die geradezu algenfeindlich genannt werden müssen, und umschließt eine sehr große Anzahl von Tieren, sehr viele Amöben, die Arcella-Arten, die Euglypha-, Trinema-Arten, dann auch so manche Difflugia-Spezies. Eine solche Gruppierung ist zweifellos zweckmäßig und tut den Dingen keine Gewalt an, wenn wir sie auch mit einer gewissen Vorsicht anwenden müssen. Denn es finden sich in der ersten und in der dritten Abteilung in gleicher Weise hie und da Ausnahmen. Gerade die Hyalosphenia papilio, die an so vielen Orten, wie wir hörten, grün gefunden wurde, ohne daß auch nur ein einziges Individuum die Regel durchbrochen hätte, wird von Taranek (nach Pénard) in Böhmen immer farblos, also algenfrei, gemeldet, und unter der überwältigenden Mehrheit algenfreier Individuen der dritten Gruppe nimmt hie und da einmal eines Algen auf, ohne sie zu verdauen (Adventiv-Symbionten Pénards).

Welches die Ursachen sind, die an einer Lokalität, die an sich Gelegenheit zur Infektion böte und die grüne Formen enthält, gewisse Arten stets farblos bleiben lassen, wissen wir nicht. Jedenfalls geht schon daraus hervor, daß es sich nicht lediglich um ein wildes Eindringen gewisser zu intrazellularem Leben neigender Algen handelt, sondern daß hier auf beiden Seiten erst Eigenschaften erworben werden müssen, ohne die ein symbiontisches Verhältnis nicht zustande kommen kann. Die grünen Algen der Süßwasserprotozoen dürften, wie wir später sehen werden, alle einer Gattung, Chlorella, angehören und zweifellos kommen auch gleiche Arten in einer Reihe verschiedener Wirte vor; das werden noch zu schildernde künstliche Infektionsversuche belegen; und

1) Pénard beschreibt (1904) als in Actinosphaerium lebend eine Alge Sphaerocystis schroeteri, die mit den gewohnten Zoochlorellen nichts zu tun hat. Neben kugeligen Zuständen fand er ovale, die sich mit einer Membran umgeben und diese bildeten, künstlich aus dem Wirt befreit, nach einiger Zeit am vorderen Ende zwei Geißeln, die etwas länger waren, als der Körper der Algen. Nur gelegentlich befreiten sich diese Flagellaten aus ihrer Hülle, um nach 24 Stunden die Geißeln wieder zu verlieren und sich in bewegungslosem Zustand zu vermehren (zit. nach H. C. Müller, Originalarbeit mir unzugänglich). Ferner entdeckte der gleiche Autor in einer monothalamen Foraminifere von Lappland (Placocysta lapponum Pén.) ovale grüne Algen, die offenbar ebenfalls nicht zu den Zoochlorellen zu rechnen sind (1917).

doch verschließen sich gewisse Rhizopoden ihnen hartnäckig. Den Besitz der gegenüber der verdauenden Wirkung des Wirtsplasmas nötigen Abwehrfermente dürfen wir offenbar bei allen Chlorella-Arten von vornherein annehmen, dafür sprechen ja auch die Adventivsymbionten, aber diese genügen offenbar nicht für eine gedeihliche Entfaltung der intrazellularen Algenflora, wenn nicht noch weitere günstige Bedingungen von seiten des Wirtes dazukommen, über deren Wesen wir nur Vermutungen anstellen können. Auch darf man in dieser Eignung keineswegs ein Gattungsmerkmal sehen, von ganz nahestehenden Arten gehört häufig die eine zu den stets bewohnten, die andere zu den durchaus gemiedenen Formen. Difflugia bacillifera Pénard, Diffl. lanceolata Pén., Diffl. lithoplites Pén. und manche andere Difflugia gehören zu den letzteren, obwohl wir oben schon eine Reihe Difflugien in der ersten Kategorie anführten, Hyalosphenia papilio Leidy fand sich ebenfalls in dieser, Hyalosphenia elegans Leidy hat offenbar nie Zoochlorellen in sich, Pontigulasia incisa Rhumbler gelegentlich, Pontig. bryophila Pén. nie. Oft sind es sogar nur Varietäten, die sich außer durch geringe andere Charaktere in dieser Hinsicht deutlich unterscheiden.[1] Hierfür ist die var. limnetica Levander der Difflugia lobostoma ein hübsches Beispiel, die stets farblos bleibt, obwohl die Stammform, wie wir schon mitteilten, so gut wie immer grün ist. Dabei kommt sie aber inmitten solcher grüner Lobostoma-Tiere vor und Pénard teilt uns mit, daß man sich, um sie unter der Lupe zu isolieren, untrüglich auf die Algenlosigkeit der Varietät verlassen kann. In ähnlicher Weise gehört zu Difflugia gramen eine farblose Varietät achlora.

Was die Verteilung der Symbionten im Tier anlangt, so wird stets der körnchenfreie Ektoplasmasaum auch von den Algen freigehalten; bei den Heliozoen bleibt die ganze Rindenschicht algenfrei; da bei den Foraminiferen die aus dem Gehäuse tretenden Pseudopodien im allgemeinen nur aus Ektoplasma bestehen, erscheint gewöhnlich bei ihnen nur der Schaleninhalt grün, bei reger Strömung aber treten die Algen auch in den zentralen Teil derselben über. Im Entoplasma bewohnen sie vor allem die peripheren Regionen, ohne daß man dies jedoch als eine ganz allgemein gültige Regel

1) Solche Fälle müssen natürlich wohl unterschieden werden von denen, wo in unzulässiger Weise bei Rhizopoden und vor allem auch bei Ciliaten, insbesondere von Ehrenberg, lediglich wegen der Anwesenheit oder Abwesenheit der grünen Färbung bei fakultativer Symbiose eigene Varietäten aufgestellt wurden.

hinstellen darf, wie dies Pénard tut, denn es kommt zweifellos auch öfters vor, daß der gesamte innere Bezirk des Tieres durchsetzt wird, wie bei Amoeba viridis oder manchen Heliozoen (Fig. 2).

Die Übertragung der Inwohner auf die Nachkommen trifft bei der überwiegend ungeschlechtlichen Vermehrungsweise auf keinerlei Schwierigkeiten. Nicht im geringsten wird durch dieselben die Teilung behindert, bei der Zerschnürung des Plasmaleibes wird der fremde Inhalt beiden Tochtertieren gleichmäßig übermittelt. Gruber zog so zehn Jahre lang eine Amoeba viridis, ohne daß er geschlechtliche Fortpflanzung beobachtet hätte und die Kultur ist ihm lediglich infolge einer Infektionskrankheit der Kerne zugrunde

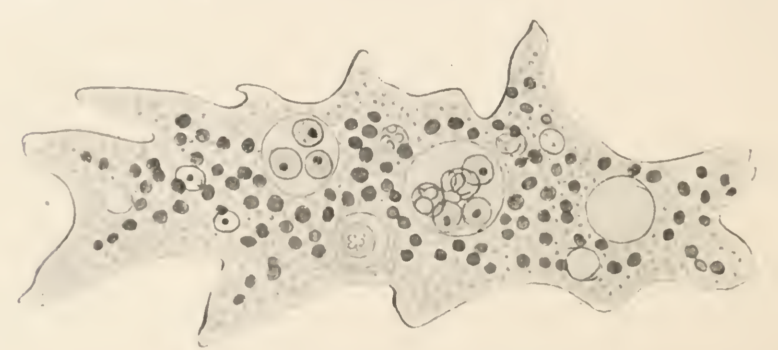


Fig. 2. Amoeba viridis. Nach Gruber.

gegangen. Auch wenn die Wirte in Cystenbildung übergehen, behalten sie in der Regel ihre Algen bei. Pénard und Leidy bemerken dies ausdrücklich von einer ganzen Reihe von Foraminiferen, und daß das gleiche bei den Amöben vorkommt, geht wohl daraus hervor, daß Gruber seine Amoeba viridis in Freiburg aus trocken von Amerika gesandtem Material gewann, in dem sich also wohl bereits infizierte Cysten befanden. Stets ist dies aber nicht der Fall. Nach Entz (1882) stößt Acanthocystis aculeata vor der Encystierung immer alle ihre Algen aus, die sich hierauf innerhalb der stachligen Hülle, die von dem Tier nicht ganz ausgefüllt wird, rapide vermehren und bald die Hülle sprengen sollen, wodurch dann auch die Acanthocystis frei wird. Und Doflein züchtete eine grüne Amoeba vespertilio, bei der wohl die Cysten grün blieben, die jungen, ausschlüpfenden Tiere aber merkwürdigerweise oft farblos waren. Leider wissen wir über diesen Punkt nur recht wenig, die beobachteten grünen Cysten scheinen alle vegetative darzustellen, ob vor einem Zerfall in Gameten bei einer Süßwasserforaminifere

und in Kopulationscysten etwa eines Aktinosphäriums die Algen entfernt werden oder in diese eingehen, darüber ist nichts bekannt geworden. Allerdings sind von Leidy (1879) Foraminiferencysten beschrieben worden, deren Inhalt lediglich aus kleinen grünen Körperchen besteht und die seiner Meinung nach Sporen darstellen könnten; sie sind aber kaum größer als die Zoochlorellen, so daß man auch daran denken kann, daß abgestorbene Tiere vorliegen, deren Algen den Wirt überlebten.

Man muß wohl annehmen, daß entweder zur Zeit der geschlechtlichen Fortpflanzung oder auch im Laufe des vegetativen Lebens grüne Tiere farblos werden können, denn wenn eine absolute Kontinuität des Zusammenlebens gesichert wäre, müßten längst alle algenliebenden Arten die ihnen zusagenden und überall gebotenen Symbionten bekommen haben und es könnten nicht so oft sogar nebeneinander grüne und farblose Individuen derselben Spezies vorkommen.[1] Ein solcher Verlust kann vor allem auch dadurch eintreten, daß die Symbionten vom Wirt, wenn er in ungünstige Lebenslagen gerät, aufgezehrt beziehungsweise halbverdaut ausgeworfen werden. Daß dies in weitgehendem Maße stattfindet, darüber stimmen eine Reihe von Äußerungen überein. So ist Pénard der Ansicht, daß hungernde Rhizopoden ihre Symbionten als eine Art eisernen Bestand angreifen und verdauen; in solchen, die lange gehungert haben, findet er stets eine ganze Anzahl bräunlicher, in Zerfall begriffener Individuen. Entz hatte sich schon vor ihm, allerdings insbesondere hinsichtlich Ciliaten, im gleichen Sinne ausgesprochen, Leidy gibt mehrfach an, daß er Rhizopoden fand, deren Algen gelblich oder bräunlich verfärbt waren und offenbar nicht mehr gediehen. Wir werden übrigens auf diese, für die allgemeine Beurteilung der Symbiose recht wichtige und zum Teil auch in anderem Sinne beantwortete Frage im physiologischen Teil nochmals zu sprechen kommen müssen.

Außerdem schwinden die Symbionten bei ungenügender Belichtung immer mehr und die Tiere verbleichen allmählich, wovon sich Gruber an seiner Amoeba viridis überzeugen konnte. Acanthocystis soll nach Greef hin und wieder ihre Algen spontan aus-

1) Archer beobachtete (1863) bei Lobostoma pyriformis eine ganz regelmäßige Periodizität; im Frühling und Sommer waren die Tiere grün, im Herbste farblos. Wenn auch Leidy in Amerika bei der gleichen Art zu allen Jahreszeiten grüne Tiere fand, so mögen doch Archers Angaben auf richtigen Beobachtungen fußen. Wir werden Ähnliches von Ciliaten hören.

stoßen. Auf diese oder jene Weise werden also stets Tiere ihrer Bewohner verlustig gehen und sich früher oder später wieder neu infizieren. Bei der Art der allseitigen Nahrungsaufnahme solcher amöboider Organismen macht die Neuinfektion ja keinerlei Schwierigkeiten. Die betreffenden Algen leben, wie wir später noch des genaueren hören werden, überall auch in freiem Zustand und ein Teil von ihnen geht ständig von diesem in einen intrazellularen, symbiontischen über. Solche Infektionen lassen sich daher auch unschwer künstlich herbeiführen; Doflein (1907) stellte sich von Amoeba vespertilio eine grüne Rasse her, indem er farblose Tiere mit zerzupften grünen Frontonien (Ciliaten) fütterte, und bei Versuchen, zu denen zwei Ciliaten verwendet wurden, ist das gleiche auch schon mehrfach gelungen.

Wenn wir nun dazu übergehen, die Verhältnisse bei den wesentlich höher organisierten Ciliaten mit denen der Rhizopoden zu vergleichen, so ergibt sich, daß keineswegs etwa das Wechselverhältnis von Tier und Pflanze ein innigeres geworden ist. Wir treffen auf die gleiche Leichtigkeit, mit der die Algen das freie Leben mit dem intrazellularen vertauschen und auf die gleichen Schwankungen zwischen grünen und farblosen Individuen der gleichen Art. Auch hier können wir als ordnendes Prinzip die drei Kategorien der algenbedürftigen, algenliebenden und algenfeindlichen Formen in Anwendung bringen. Es ergibt sich aber dann sogar, daß die erstere zweifellos weniger Arten umfaßt als bei den Rhizopoden; Paramaecium bursaria Ehrenb., Ophrydium versatile Ehrenb. und Holophrya ovum Ehrenb. kann man nur mit einiger Einschränkung in ihr unterbringen; denn auch diese Tiere kommen hie und da einmal algenfrei vor. Ophrydium versatile wird zum Beispiel bei uns in Westeuropa wohl ausschließlich grün gefunden, im östlichen Europa aber trifft man offenbar nicht selten auf weiße Kolonien („Ophr. eichhornii Ehrenb. = „Ophr. hyalinum Wrzésn.". Entz findet es in Klausenburg in diesem Zustand [1882] und Wrzésniowski in Warschau [1877]). Die zweite Gruppe enthält eine außerordentliche Menge von Arten, hinsichtlich der auf die unten angefügte Liste verwiesen sei.[1]

---

1) Es sei im folgenden eine Anzahl mehr oder weniger regelmäßig mit Algen verquickter Ciliaten mitgeteilt: Blepharisma lateritia, Coleps hirtus, Climacostomum virens; Cothurnia crystallina; Dileptus anser; Euplotes patella, charon; Enchelys pupa, gigas; Epistylis plicatilis; Frontonia leucas; Gerda glans; Holophrya ovum; Lionotus fasciola; Lacrymaria olor, vermicularis; Leucophrys emarginata;

Was die Lage im Wirt anlangt, so bleibt offenbar die oberflächliche Schicht des Cortikalplasmas frei und wird eine darunterliegende Zone, die auch noch nicht oder nur wenig an der Protoplasmaströmung teilnimmt, bevorzugt (Ehrenberg [1838], Stein [1859—1867], Cohn [1881], Salitt [1884], Schuberg [1886] u. a.). Daß sie das tiefere Entoplasma und damit die Zone, in der die Verdauung in erster Linie vor sich geht, ganz meiden (Claparède-Lachmann [1857], Entz [1881]), ist jedoch auch hier nicht richtig. Beobachteten ja schon ältere Autoren an Stentor polymorphus und Vorticella, wie die grünen Körper der Protoplasmaströmung folgen und wie gerade dadurch die Bewegung im Plasma verdeutlicht wird. Nach Entz verfallen alle solche in die zentralen Partien übergetretenen Algen allmählich der Verdauung, die sich in allen Stadien des Fortschreitens an ihnen verfolgen lassen soll, aber mit dieser Auffassung dürfte er im Irrtum sein. Bereits Bütschli trat ihr entgegen und erinnerte daran, daß doch gerade die wenigstens für gewöhnlich bestehende Unverdaulichkeit ein typisches Charakteristikum der Zoochlorellen und Zooxanthellen ist, und daß sonst ja auch die gewöhnlich besiedelten Randpartien des Entoplasmas die Algen angreifen müßten.

Auch läßt sich eine Infektion schlecht denken, wenn die Eindringlinge nicht von vornherein eine solche Widerstandsfähigkeit besitzen; geschieht sie ja natürlich auch hier in der Form der Nahrungsaufnahme, die jetzt lediglich an der begrenzten Stelle des Cytostoms vor sich geht und die Symbionten zunächst in die zentralen Regionen des Entoplasmas führt. Entz dachte sich allerdings, daß auch tatsächlich hier solche Neuankömmlinge verdaut werden, wenn es ihnen nicht glückt, rasch die ungefährdeten Partien zu erreichen. Wie bei Rhizopoden konnte man auch hier eine künstliche Infektion durch Verfüttern von Zoochlorellen herbeiführen. Als erster hat dies in einwandfreier Weise Schewiakoff (1891, und bei Bütschli, 1880—82) zustande gebracht, als er farblose Frontonia leucas mit Algen aus grünen Frontonien zusammenbrachte und die wenigen zunächst aufgenommenen Symbionten sich in zwei Tagen so stark vermehrten, daß die Wirte völlig grün erschienen. Was vorher in dieser Richtung versucht und beobachtet wurde, ist

---

Microthorax sulcatus; Ophrydium versatile; Prorodon farctus; Paramaecium bursaria; Stentor polymorphus, igneus; Spirostomum ambiguum; Stichotricha secunda; Urostyla viridis; Vaginicola crystallina; Vorticella nebulifera; Bursella spumosa; Sphaerobactrum warduae.

nicht so eindeutig. Keßler (mitgeteilt bei Brandt, 1882) glaubte zwar durch Verfüttern von zerzupften grünen Süßwasserschwämmen Stentor coeruleus derart infiziert zu haben, daß die grünen Körper weder verdaut noch ausgestoßen wurden, aber dazu ist zu bemerken, daß gerade Stentor coeruleus in der Natur gar nie infiziert ist, was möglicherweise mit dem blaugrünen Farbstoff desselben zusammenhängt, und daß Keßler offenbar auch die Tiere viel zu kurze Zeit beobachtet hatte („mehrere Stunden"). Auch scheiterten auf gleiche Weise angestellte Versuche Brandt's an Paramaecium, Urocentrum, Stylonychia und Vorticella, bei denen durchweg die Algen entweder verdaut oder ausgestoßen wurden. Aber auch diese vergeblichen Experimente entbehren nicht des Interesses, denn sie zeigen deutlich, daß die wechselseitigen Anpassungen ziemlich enge sein müssen und nicht ohne weiteres jede an ein anderes Tier gewöhnte Chlorella in Infusorien übergepflanzt werden kann. Schon die viel geringeren Dimensionen der Spongilla-Zoochlorellen lassen, von solchen physiologischen Differenzen ganz abgesehen, darauf schließen, daß hier zwei völlig verschiedene Arten vorliegen.

Sorgfältige Übertragungsversuche stammen von Le Dantec (1892), der eine algenfreie und eine infizierte Kultur von Paramaecium bursaria führte. Mischte er je eine Portion, so waren in wenigen Tagen keine farblosen Tiere mehr in der Probe. Daß man daraus nicht etwa schließen darf, daß die weißen als weniger widerstandsfähig ausgemerzt wurden, geht einmal daraus hervor, daß diese für sich unter gleichen Bedingungen auch sehr wohl gediehen, und dann, daß in Deckglaskulturen, in denen zu einigen grünen ein einziges weißes Tier gesetzt wurde, dieses auch alsbald ergrünte. Ohne weiteres gelang auch die Infektion durch Fütterung verzupften algenhaltigen Materials, wie sie schon Schewiakoff und später Doflein ausführten. Le Dantec beobachtete aber auch zum ersten Male die bei der Aufnahme des Symbionten sich abspielenden Vorgänge genau und sah, wie die durch das Cytostom eintretende Alge zunächst für 9—10 Minuten von einer typischen Nahrungsvakuole umschlossen wurde, diese aber hierauf schwand und offenbar ein unmittelbarer Kontakt mit dem Protoplasma des Protozoons hergestellt wurde. Der Vorgang läuft also nicht ganz so ab, wie ihn sich Entz gedacht hatte. Manchmal kommt es allerdings auch vor, daß die Alge trotzdem noch ausgestoßen wird. Awerinzew gelang es ferner, Dileptus anser mit Zoochlorellen aus Stentor zu infizieren. Aus den einfachen Mischversuchen

Le Dantecs müssen wir schließen, daß in einer Kultur infizierter Ciliaten ständig einzelne Algen frei werden und dann Ausgangsmaterial für neue Infektionen darstellen, und insbesondere die Deckglaskulturen ergeben, daß dies keineswegs nur durch den Tod des Wirtes geschieht, sondern auch zu dessen Lebzeiten. Balbiani (1888) machte zudem die interessante Feststellung, daß Frontonia leucas im Walde von Fontainebleau im Laufe des September, allmählich die Färbung verlierend, schließlich fast ganz algenfrei wurde, ein Vorkommen, das uns sofort an ein ähnliches erinnert, das wir oben für Difflugia pyriformis mitteilten.

An Stentor polymorphus machte Roux (1901) ganz ähnliche Beobachtungen wie Balbiani an Frontonia, wenn er mitteilt, daß er vor allem im Frühjahr von Zoochlorellen grün gefärbt ist, im August, September, Oktober aber ohne solche getroffen wird. Anders lauten die zeitlichen Angaben, die Wesenberg-Lund für das gleiche Objekt mitteilt (1909). In seinem Versuchsteich in Dänemark tritt Stentor im Juni, Juli ungefärbt in einzelnen Individuen auf, Ende August werden die Tiere viel zahlreicher und sind nun infiziert. Ihre Massenentfaltung aber nimmt immer mehr zu und erreicht im Oktober ihren Höhepunkt. Im Winter jedoch werden sie stark dezimiert und gleichzeitig ist das Plankton des kleinen Gewässers grün gefärbt von kleinsten Algen, die mit den Zoochlorellen nach Wesenberg zu identifizieren sind, so daß man offenbar annehmen muß, daß die beim Tod der Wirte befreiten Algen das Material für das Plankton geliefert haben und zu gewissen Zeiten auch wieder Ausgangspunkt für Neuinfektionen werden.

Verließen aus uns unbekannten Gründen die Symbionten, wie wir eben sahen, schon bei normalen Lichtverhältnissen zeitweise den Wirtsorganismus, so ist dies, wie bei den Rhizopoden, erst recht durch ungenügende Belichtung zu erreichen. Le Dantec sah, daß einige Tage Dunkelheit genügen, um in Paramaecium bursaria die Algen braun werden zu lassen, und er vermutet, daß sich das Tier ihrer offenbar in mehr oder weniger verdautem Zustand entledigt; ähnliche Resultate erhielten auch Famintzin am gleichen Objekt und an Stentor (1891) und v. Graff an Vorticella viridis. Daß nicht etwa farblose Algen zurückbleiben, sondern die Tiere wirklich völlig symbiontenfrei werden, geht aus dem Versuche Le Dantecs hervor, in dem er solche künstlich gebleichte Paramaecien wieder dem Lichte aussetzte, ohne daß sie etwa, wenn man Neuinfektion unmöglich machte, wieder ergrünen konnten.

Wenn Blochmann (nach Mitteilungen Bütschlis) an verdunkelten Stentoren nicht die gleichen Resultate erhielt, so kann das nur darauf zurückzuführen sein, daß er den Versuch nicht lange genug ausdehnte und daß offenbar diese Chlorellen besonders widerstandsfähig sind. Wir werden im physiologischen Teil noch auf die Erfahrungen Maupas (1888) zu sprechen kommen, nach denen die Vermehrungsrate grüner Ciliaten im Dunkeln keineswegs abnimmt.

Wie bei den Rhizopoden können auch die vegetativen Cysten der Ciliaten die Algen in sich weiterführen; hiervon kann man sich zum Beispiel an Ophrydium versatile ohne weiteres überzeugen, das leicht in Encystierung übergeht. Deangard hat (in einer mir nicht zugänglichen Mitteilung) hierüber genauere Angaben gemacht (1890). Grüne Cysten von Stentor polymorphus beobachtete Stein (1867). Auch die Konjugation der Infusorien wird durch die massenhaft im Plasma liegenden Symbionten in keiner Weise gestört.

Es bleibt uns noch über das wenige zu berichten, was mir von Zoochlorellen in Flagellaten bekannt wurde. Es ist von vornherein zu erwarten, daß in dieser Gruppe kein Platz für eine verbreitete Algensymbiose ist, denn von den zahlreichen parasitischen Formen abgesehen, vermögen die Flagellaten ja fast alle sich selbst auf photosynthetischem Wege zu ernähren und haben die Aufnahme geformter Nahrung ganz eingestellt oder stark herabgesetzt. Damit verringern sich die Infektionsmöglichkeiten und werden die, wie wir später sehen werden, vor allem dem Wirte wertvollen Lebensäußerungen des Symbionten überflüssig gemacht. Dazu kommt noch, daß gerade die holozoisch sich ernährenden Formen, die eventuell als Zoochlorellenwirte in Frage kommen, wie die Monadiden, die Choanoflagellaten usw. durchweg recht kleine Formen sind, bei denen schon die Platzfrage Schwierigkeiten bereiten würde. So verstehen wir, daß wir hier nicht Zustände antreffen können wie bei den Rhizopoden und Ciliaten. Früher, als man zwischen endogenem Chlorophyll und von Symbionten herrührendem nicht scharf zu unterscheiden vermochte, sind nicht selten die grünen oder gelblichbraunen Chromatophoren mit letzteren zusammengeworfen worden; das tut noch Sallit, wenn er die grünen Einschlüsse bei Phacus und Euglena nicht von denen der Ciliaten unterscheidet (1884). Nach Deangard besitzt Anisonema viridis jedoch echte Zoochlorellen, die den Tod des Wirtes überstehen können (zitiert nach Bouvier, 1892; die Arbeit selbst ist mir nicht zugänglich). Ein anderer Fall unter den Süßwasserflagellaten ist mir nicht bekannt geworden.

Interessant ist es, daß dort, wo die Bedingungen für eine Algensymbiose auch innerhalb der Flagellaten günstige sind, nämlich bei den voluminösen, geformte Nahrung aufnehmenden Cystoflagellaten, wir auch Kunde von einer solchen haben. Die bekannte, am Meerleuchten in hohem Maße beteiligte Noctiluca miliaris lebt für gewöhnlich algenfrei, aber M. und A. Weber (1890) fanden sie einmal in der Bai von Bima auf der Insel Sumbawa in solcher Menge von grünen Algen erfüllt, daß die ganze Oberfläche des Wassers gefärbt erschien. Ohne Ausnahme waren sämtliche Individuen von den kleinen, 2,5 μ messenden Zoochlorellen erfüllt, die alle Regionen des Tieres, auch die zentrale Plasmaansammlung, durchsetzten, ohne daß sich Anzeigen einer Verdauung erkennen ließen, und häufig in Teilung begriffen waren. Von dem naheverwandten Leptodiscus wird in der Folge noch mitzuteilen sein, daß er von Zooxanthellen bewohnt vorkommt.

3. Vorkommen von Zooxanthellen bei Protozoen und ihr Verhalten bei deren Fortpflanzung

Zooxanthellen finden sich in intrazellularem Verband mit Protozoen ausschließlich bei solchen des Meeres, und zwar fast nur bei Mitgliedern der Gruppe der Rhizopoden. Flagellaten und Ciliaten treten als deren Wirte ganz in den Hintergrund. Unter den Rhizopoden sind es wiederum vornehmlich die Radiolarien und die Foraminiferen, die sich weitgehend an die Algen angepaßt haben; insbesondere bei den ersteren sind sie ungeheuer verbreitet und schon den älteren, grundlegenden Bearbeitern fast überall aufgefallen, so daß wir über sie relativ gut unterrichtet sind. Deshalb sei auch hier mit der Symbiose der Radiolarien mit gelben Algen begonnen. Als erste haben sie Huxley (1851) an Thalassicolla und dann vor allem Joh. Müller (1858) an einer ganzen Reihe von Arten gesehen. Beträchtlich erweitert hat hierauf Häckels klassische Radiolarienmonographie (1862) unsere Kenntnisse hierüber, ohne daß er schon die selbständige Natur der Gebilde erkannt hätte, obwohl er in ihnen einen Kern fand und sie von einer deutlichen Membran begrenzt sah. Man darf dabei nicht vergessen, daß man damals über die einzellige Natur der Radiolarien noch keineswegs im klaren war und daß dadurch natürlich die Erkenntnis des wahren Sachverhaltes beträchtlich erschwert wurde. Häckel fiel die überraschende Ähnlichkeit der

gelben Zellen der Radiolarien mit ganz ähnlichen Einschlüssen in der „Leber“ der Velellen (Siphonophoren) auf, die sich in der Folge, wie wir sehen werden, tatsächlich auch als Zooxanthellen herausstellten, und kam dadurch zu der Vermutung, daß sie bei den Radiolarien ebenfalls eine der Leber ähnliche Rolle bei der Verdauung spielen möchten. Als er dann selbst (1870) den Nachweis zu führen vermochte, daß sich in den gelben Zellen Stärke findet, war er natürlich genötigt, seine Vorstellungen diesem Befund anzupassen und sah in ihnen in erster Linie Reservestoffbehälter.

Es bedeutete daher einen wichtigen Fortschritt, als Cienkowsky (1871) zum erstenmal beobachten konnte, daß die gelben Zellen auch außerhalb des Organismus der Radiolarien gedeihen und sich lebhaft vermehren können, und daraus den Wahrscheinlichkeitsschluß zog, daß es sich tatsächlich um „parasitäre“ Algen handle. R. Hertwig lehnte eine solche Auffassung allerdings in seiner ersten Untersuchung (1876) noch entschieden ab, neigte ihr aber schon 1879 mehr zu, wenn er sich auch noch nicht rückhaltlos zu ihr bekannte. Die Ergebnisse Geddes' und Brandts und die gleichzeitigen Funde ähnlicher Natur an anderen Tieren (Aktinien usw.) ließen aber bald nicht mehr den geringsten Zweifel an der Richtigkeit der Lehre von der Algennatur der gelben Zellen der Radiolarien, die in der Folge allgemein angenommen wurde, bis sich plötzlich in jüngster Zeit wieder Stimmen einstellten (Moroff, Stiasny), die in den alten Fehler zurückfielen und in ihnen aufs neue Bestandteile des Radiolars sehen wollten, ohne ihren Argumenten Überzeugendes verleihen zu können.

Die Gestalt der gelben Zellen ist wie die der Zoochlorellen fast stets eine runde, manchmal eine länglich ovale oder scheibenförmig komprimierte; daß sie eine feste Membran umgibt, daß sie einen deutlichen Kern führen und im Protoplasma neben den farbstofftragenden Körnchen reichlich Stärkekugeln, war, wie gesagt, schon den älteren Autoren bekannt geworden. Sie gleichen sich innerhalb der Radiolarien — von denen der Acanthometren abgesehen — in hohem Maße, die Färbung ist eine lichtgelbe mit einem Stich ins Grünliche oder Braune, aber nie eine so ausgesprochen rotbraune, wie etwa bei den Aktinien. Ihre Lage ist eine ganz spezifische, das hatten schon Joh. Müller und Häckel erkannt und hat dann vor allem Brandt (1885) in seiner Untersuchung der Sphärozoen auch an einer kleineren Gruppe dargelegt.

Fast überall ist es ausschließlich der extrakapsuläre Weichkörper, der sie beherbergt, während die durch eine Membran von ihm geschiedene Zentralkapsel, in der sich allein die Kerne des Radiolars finden, völlig frei von ihnen bleibt. Hierin machen nur die Acanthometren eine Ausnahme, von denen schon Joh. Müller

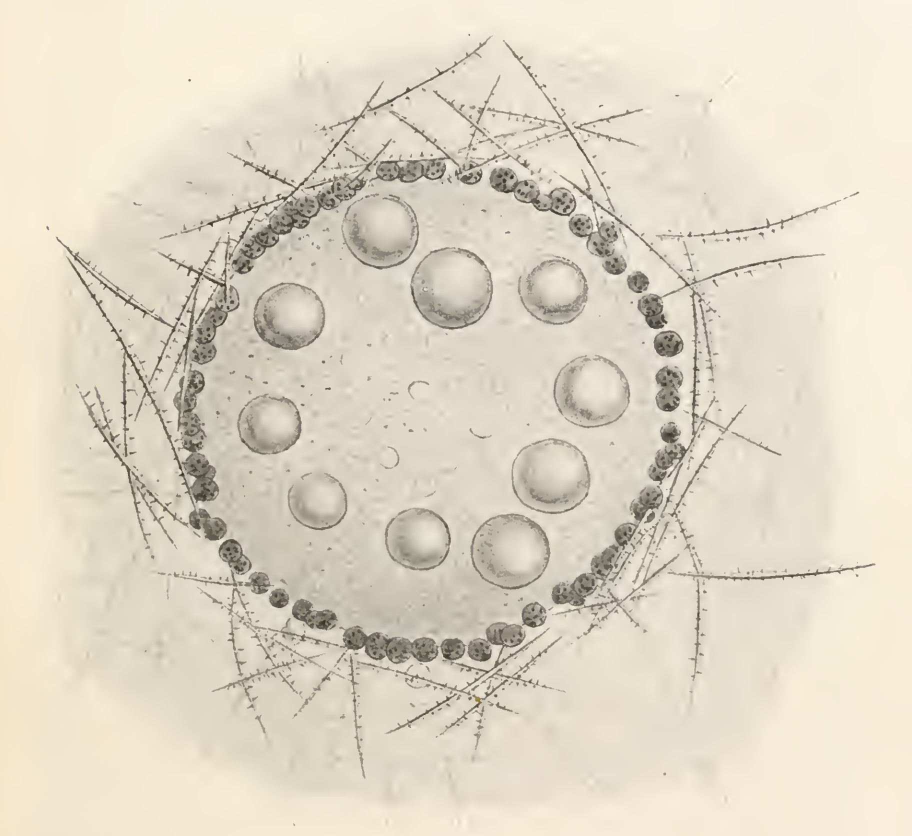


Fig. 3. Sphaerozoum acuferum. Nach Brandt.

wußte, daß bei ihnen die gelben Zellen in der Zentralkapsel selbst liegen. Wir werden sehen, daß auch sonst die Symbionten dieser Radiolarien sich in mancher Hinsicht abweichend verhalten und wollen sie daher für eine gesonderte Betrachtung ausscheiden.

Mit Vorliebe sammeln sie sich in dem die Zentralkapsel umgebenden „Mutterboden“ des extrakapsulären Protoplasmas, unter Umständen in dichter Menge dieselbe allseitig umziehend und sich eng an sie anschmiegend (Fig. 3). Von hier gelangen sie aber auch in die peripheren Teile des Plasmas und können von dessen Strömung

bis in die Enden der Pseudopodien getragen werden; diesem Zug entsprechend findet man sie dann womöglich in radiäre Reihen geordnet. Wo in den Weichkörper, wie bei so vielen Radiolarien, Gitterkugeln, eine oder mehrere ineinandergeschachtelt, eingelagert sind, liegen die Algen zumeist zwischen der innersten und der Kapselmembran, manchmal in Nischen derselben oberflächlich eingedrückt; bei den Cyrtiden mit ihren unten offenen, hütchenförmigen Skeleten sammeln sie sich vor allem an der unteren, der Mündung zugekehrten Region der Kapsel, wenn auch häufig manche im oberen, engen Teil liegen. Oft sind die Algen größer als die Maschen der Gitterkugeln, dann bleiben sie notwendig für gewöhnlich darin gefangen, wo ihr Durchmesser ein Austreten gestattet, gehen sie aber auch hie und da heraus und werden im Protoplasma herumgetragen, wenn auch die große Masse hinter dem Skelet zu bleiben pflegt.

Diese passiven Wanderungen im extrakapsulären Weichkörper sind jedoch nicht so weitgehende, daß nicht doch stets der der speziellen Form eigene Typus der Anordnung erhalten bliebe. Dies hat Brandt (1885) an den koloniebildenden Sphärozoen des Golfes von Neapel eingehend belegt. Daß die Algen den „Mutterboden" der einzelnen Individuen bevorzugen, trifft er bei Collozoum inerme, Coll. fulvum, Coll. pelagicum, bei Sphaerozoum punctatum, Sphaerozoum acuferum, Collosphaera Huxleyi und Acrosphaera spinosa. Bei Myxosphaera coerulea und Sphaerozoum neapolitanum aber liegen fast alle Zellen außerhalb dieser Region und zwar größtenteils in der Nähe der gallertigen Oberfläche der Kolonie. Erst wenn sich während der Schwärmerbildung die Pseudopodien zusammenziehen, werden so die Symbionten in die Nähe der Individuen geführt. Ganz eigentümlich ist gar die Anordnung bei Siphonosphaera tenera, bei der sich merkwürdige Klumpen spezifischen Assimilationsplasmas im extrakapsulären Teil differenzieren, in denen sich auch die Algen anhäufen, ohne je in unmittelbarer Nähe der Zentralkapsel aufzutauchen. An jungen Kolonien von Sphaerozoen zeigt sich unter Umständen diese für die Art jeweils typische Anordnung noch nicht so deutlich, später aber werden die Algen offenbar gesetzmäßig an diejenigen Stellen geschafft, die für den mehr oder weniger lokalisierten Stoffwechsel die günstigsten darstellen.

Die einzelnen Arten werden aber abgesehen von der Verteilungsweise auch durch die sehr verschiedenen Mengen der Ein-

wohner unterschieden. Es gibt zooxanthellenreiche und -arme Formen; zu den ersteren gehören vor allem die meisten Thalassikollen, bei denen mehrere hundert die Regel sind, Häckel aber auch häufig mehr als tausend antraf. Thalassicolla spumida Haeckel hat z. B. so zahlreiche Symbionten, Th. gelatinosa Brandt schon weniger, Th. nucleata Huxley aber recht spärliche, ja bei manchen Exemplaren fehlen sie völlig (Brandt 1905). Ähnlich liegen die Verhältnisse bei den Sphärozoen. Auch hier gibt es konstant zahlreiche Algen führende Arten, wenn sie auch hinter Thalassicolla zurückstehen, die ja auch so sehr viel größer ist; bei Collozoum fulvum und Sphaerozoum acuferum zählt man bis etwa 100 um jedes Individuum, so daß durch sie die ganze Kolonie eine gelbliche Tönung erhält[1], auch Sphaerozoum punctatum, Collosphaera Huxley u. a. enthalten recht viele Zooxanthellen, Myxosphaera coerulea aber nur äußerst wenig, so daß gewöhnlich auf ein Individuum der Kolonie nur 1—2 treffen, bisweilen auch 3—4 (Brandt 1885) (Fig. 4). Zu den Radiolarien mit vielen gelben Zellen gehören auch die Cladococciden und Spongosphaeriden, wo nach Häckel häufig über 100, gewöhnlich über 50 zu zählen sind; Gruppen, bei denen wenige zu finden sind, stellen dagegen die Cyrtiden, Ethmosphaeriden und Collosphaeren dar.

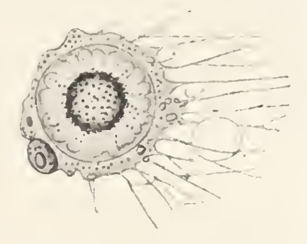


Fig. 4. Myxosphaera coerulea mit nur einer Zooxanthelle. Nach Brandt.

Diese Festlegung der relativen Häufigkeit der Einmieter für jede Art, die wir bei den grünen Symbionten nicht so entwickelt sehen, stellt angesichts der auf den ersten Blick ungehemmten Vermehrungsmöglichkeiten derselben eine sehr interessante Erscheinung dar. Teilungen der Algen sind ja jederzeit leicht zu beobachten und schon Joh. Müller und Häckel haben das Charakteristische dabei erkannt, wenn sie beschreiben, wie sich die Zelle hinter der alten Membran zerschnürt und um die beiden Teilprodukte je eine neue Membran gebildet wird, bevor schon die alte mütterliche geplatzt ist und die jungen Algen entläßt. Manchmal kommt es dabei auch schon zu einer Vierteilung innerhalb der

1) Auch sonst wird durch das lichte Gelb der Algen der Reiz der Radiolarien, die ohnedies schon oft leuchtend rote, gelbliche, braune, grünliche, bläuliche Farben tragen, noch erhöht, wie man sich an Häckels prächtigem Atlas überzeugen kann.

alten Hülle. Wir werden notwendig durch die Art der Lokalisation und die gehemmte Vermehrungsrate dazu geführt, hier eine ihrer Natur nach noch unbekannte regulatorische Beeinflussung der Symbionten durch die Wirte anzunehmen.

Damit ist nicht gesagt, daß nicht in gewissen Grenzen, wie dies ja auch schon aus den eben mitgeteilten Zahlen hervorgeht, die Häufigkeit variiert. Wenn Häckel ferner zunächst noch annahm, daß, die Akanthometren ausgenommen, der Besitz der gelben Zellen ein durchgängiges Charakteristikum der ganzen Gruppe sei, so ging er darin zu weit. Schon Richard Hertwig machte 1879 darauf aufmerksam, daß sie bei den Disciden, einigen Cystiden und Heliosphaera ganz fehlen und seitdem ist noch eine ganze Reihe solcher Beobachtungen hinzugekommen; ja manchmal kann man sehen, wie eine Art besiedelt ist und eine ganz nahestehende andere nicht; z. B. führt Thalassopila cladococcus Haeck. viele Algen, Thalassopila pustulosa Brandt keine, Pachysphaera globosa Brandt besitzt welche, Pachysphaera octofurcata Brandt keine, und ebenso liegen die Dinge bei den Thalassophysa-Arten (Brandt 1905).

Dazu kommt noch, daß den Radiolarien aus großen Tiefen die pflanzlichen Gäste notwendig fehlen müssen, da ihnen hier die Möglichkeit zu assimilieren genommen ist.

Bei den Radiolarien bewerkstelligen im allgemeinen Schwärmerzustände sowohl die geschlechtliche als die ungeschlechtliche Fortpflanzung. Diese bleiben jedoch durchweg frei von Algen, das junge Individuum, das daraus hervorgeht, muß sich vielmehr jedesmal aufs neue damit infizieren (Brandt 1883, Famintzin 1889). Damit stimmt überein, daß diese allein in ganz jungen Kolonien manchmal noch völlig fehlen. Die Aussichten, auf solche zu treffen, sind offenbar außerordentlich günstig, wie die Zoochlorellen im Süßwasser auch in freilebendem Zustande sehr häufig sind, so die Zooxanthellen im Meere, ja sie haben, wie wir sehen werden (Kapitel über Bau und Verhalten der symbiontischen Algen), insofern vor diesen noch einen Vorsprung, als sie hier in schwärmende Flagellatenzustände übergehen können. Dazu kommt, daß die allseitig nackte Oberfläche des Körpers und die Nahrungsaufnahme mit Hilfe der Pseudopodien die Infektion in gleicher Weise erleichtert wie bei den Süßwasserrhizopoden. In Anbetracht dieser Faktoren wird man auch nach der Primärinfektion mit einem ständigen weiteren Zugang von außen rechnen müssen, wodurch an die regulatorischen Einrichtungen des Wirtes noch weitere An-

sprüche gestellt werden. Zum Teil mögen diese in einer Verdauung einzelner Symbionten beruhen, merkwürdigerweise trifft man gerade in sehr jungen Kolonien nicht selten Algen, die in Zerfall begriffen sind und vom Plasma des Wirtes dann allmählich resorbiert werden, wie wenn erst eine allmähliche Gewöhnung vorliegen würde; in älteren Kolonien gelangt etwas Derartiges unter gewöhnlichen Verhältnissen aber offenbar nicht mehr zur Beobachtung (Brandt 1885).

Nur zur Zeit der Schwärmerbildung kommt bei einigen Arten etwas Ähnliches vor. Schon R. Hertwig sah, wie bei Collozoum inerme in frisch eingefangenen Tieren zu dieser Zeit sämtliche gelbe Zellen in kleine gelbe und farblose Körnchen zerfallen und wie man dabei alle Übergänge finden kann, wie unregelmäßig geschrumpfte Zellen, solche, von denen sich Stücke abgelöst haben und schließlich Körnchenhaufen (1876). Daß es sich nicht um irgendwie gestörte Verhältnisse handelt, geht daraus hervor, daß Brandt den gleichen Vorgang nicht nur bei Collozoum inerme wiederfand, sondern auch bei Collozoum fulvum und Sphaerozoum neapolitanum entdeckte. Nach ihm erhalten die gelben Zellen vorher eine trübe Beschaffenheit und schmutziggelbe Färbung, was auf eine rasche Vermehrung der kleinen Granulationen in denselben zurückzuführen ist. Die Stärkekörner und die Cellulosemembran schwinden, so daß eine Jodfärbung nicht mehr möglich ist, worauf sich die Algen im maulbeerförmige Klumpen auflösen, die immer weniger zahlreich werden.[1] Manchmal sind beim Austreten der Schwärmer schon gar keine mehr vorhanden. Hertwig erklärte dies so, daß durch diesen Zerfallprozeß eine Versorgung der Schwärmer mit Nährstoffen bewerkstelligt würde und sah gerade hierin einen Beweis für die tierische Natur der gelben Zellen. Tatsächlich enthalten diese Schwärmer aber nie Stärke (Brandt; im Gegensatz zu denen von Acanthometra, die Stärkekörnchen mit sich führen, welche von den außerhalb der gelben Zellen im Radiolarienplasma stets vorkommenden Einschlüssen stammen müssen; siehe hierzu den Abschnitt über die Physiologie des Zusammenlebens).

Keineswegs aber findet etwas Derartiges bei allen Sphärozoen statt, bei den meisten Gattungen und Arten bleiben vielmehr nach

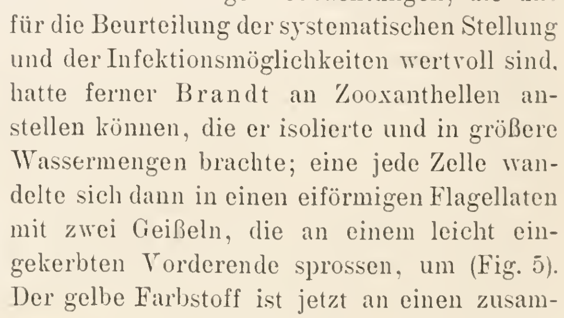
---

1) Brandt hält es für möglich, daß hier überhaupt keine Degeneration, sondern eine Fortpflanzung durch spontanen Zerfall und Ausschwärmen vorliegt.

der Abwanderung der Schwärmer die Symbionten in den zerfallenden Resten der Kolonie zurück und entwickeln sich hier ruhig weiter. Dieses Überleben hatte ja schon Cienkowsky an Kolonien, die aus anderen Ursachen zugrunde gegangen sind, beobachtet; in beiden Fällen gehen die Algen in den von letzterem zuerst aufgedeckten Palmellenzustand über, wobei ihre Membran aufquillt und sich in eine dicke schleimige Hülle wandelt. Sie sind nun langsamer amöboider Bewegung fähig und vermögen in dieser Form monatelang weiterzuleben. Sehr wichtige Beobachtungen, die uns







für die Beurteilung der systematischen Stellung und der Infektionsmöglichkeiten wertvoll sind, hatte ferner Brandt an Zooxanthellen anstellen können, die er isolierte und in größere Wassermengen brachte; eine jede Zelle wandelte sich dann in einen eiförmigen Flagellaten mit zwei Geißeln, die an einem leicht eingekerbten Vorderende sprossen, um (Fig. 5). Der gelbe Farbstoff ist jetzt an einen zusammenhängenden Chromatophor gebunden, der dicht unter der Oberfläche schalenförmig den größten Teil des Zellinhaltes umschließt. Flagellaten von solchem Bau sind im Plankton eine häufige Erscheinung und die Annahme, daß sie auch in diesem geißeltragenden Zustand in das junge Radiolar eindringen, hier erst die Geißeln abwerfen und die Zellulosehülle ausscheiden, liegt nahe.



Fig. 5. Ausschwärmende Zooxanthelle aus einem abgestorbenen Collozoum fulvum. Nach Brandt.

Die Symbionten der Acanthometriden haben wir uns für eine gesonderte Betrachtung aufgespart, weil sie sich in einer Reihe von Punkten von denen der übrigen Radiolarien so sehr unterscheiden, daß Häckel sie den gelben Zellen derselben gar nicht gleichsetzen wollte. Zunächst liegen sie im Inneren der Zentralkapsel, was ja sonst, wie wir sahen, nie vorkommt, und zwar auch mit Vorliebe der Membran dicht angeschmiegt; nur bei Formen, in denen sie zahlreicher sind, durchsetzen sie auch die mittleren Teile der Kapsel. Gelegentlich kommen sie aber auch zum Teil außerhalb derselben vor, so bei Acanthometra tetracopa (nach Brandt, 1883), bei manchen Arten leben sie sogar ständig

an beiden Orten (Dorataspis-Arten und Actinomma Asteracanthion). Ferner besitzen sie keine oder wenigstens keine so leicht nachweisbare Membran wie die Algen der anderen Radiolarien und haben oft keine kugelige, sondern eine unregelmäßige, lappige Gestalt, gleich Amöben, was zweifellos mit der zarteren Beschaffenheit der Oberfläche zusammenhängt. Popofsky teilt mit, daß er bei den Familien der Acanthometriden und Zygacanthiden meist runde und eiförmige Algen von geringer Größe findet, bei Acanthoniden dagegen häufiger unregelmäßig lappenförmige, bei Lithopteriden und Amphilonchiden durch besondere Größe ausgezeichnete (1904). Aus diesen Unterschieden dürfen wir zweifellos schließen, daß es zum Teil verschiedene Algenspezies sind, die in den einzelnen Wirten leben. Auch ihr mikrochemisches Verhalten ist ein etwas anderes; schon Häckel bemerkte, daß sie bei Behandlung mit Schwefelsäure nicht, wie die übrigen gelben Zellen, blasser und sehr hellgelb werden, sondern intensiv spangrün; aber auch das dürfte nach Brandt mit dem Fehlen einer derben Membran zusammenhängen. Stärkekörner finden sich jedoch in ihnen auch in der gewohnten Weise, und daß sie wie die übrigen gelben Zellen Sauerstoff ausatmen (siehe den Abschnitt über die Physiologie des Zusammenlebens), konnte Brandt ebenfalls nachweisen. Nach alledem kann kein Zweifel mehr bestehen, daß auch die Acanthometriden symbiontische Algen beherbergen können, auch wenn es bisher trotz mehrfachen Bemühens noch nicht gelungen ist, sie nach Zerstörung des Wirtes weiterleben zu lassen (Famintzin 1891).

Es gibt aber auch hier Arten, die sie stets vermissen lassen, und in den aus der Tiefsee heraufgebrachten sucht man sie ebenfalls vergebens (Popofsky 1904). Wie bei den übrigen Radiolarien findet man junge Acanthometren oft ganz algenfrei und auch in alten Exemplaren, die für gewöhnlich besiedelt sind, können die Symbionten einmal fehlen. Zur Zeit der Schwärmerbildung zerfallen hier bei allen Formen die Symbionten.[1]

Wenn wir schließlich anhangsweise auf die neueren Versuche Moroffs und Stiasnys, die Algen wieder zu echten Bestandteilen des Radiolars zu stempeln, eingehen, so ist damit schon angedeutet,

1) Beobachtungen R. Hertwigs an Häufchen von „Pigmentkörnern" und das Vorhandensein von intakten Algen mit vielen kleinen Kernen führen Brandt (1883) auch hier dazu, an eine intrazellulare Vermehrung derselben durch Zerfall zu denken, die neben der durch Zweiteilung hergehen würde. Diese Möglichkeit bedarf jedoch erneuter Prüfung.

daß diese als nicht gelungen anzusehen sind. Die von den beiden Untersuchern gemeinsam ausgeführte Untersuchung an Acantometron pellucidum J. M. (1909) stellt weder für die Kenntnis der Radiolarienfortpflanzung noch für die der Symbiose einen Fortschritt dar. Sie sehen in den gelben Zellen trophische Kerne, „Makronuklei", die sie von dem einzigen Kern jüngster Zustände ableiten wollen und glauben, Schritt für Schritt ihre Entstehung, ihre Entwicklung und ihr Schicksal zu verfolgen. Tatsächlich gewinnt man den Eindruck einer von vorgefaßten irrigen Vorstellungen geleiteten gewaltsamen Seriierung der Bilder. Stiasny (1910) wollte dann seine Auffassung auch auf die Sphärozoen ausdehnen und kam dabei zu den merkwürdigsten Konsequenzen. Er glaubte die Entstehung der gelben Zellen aus der Zentralkapsel heraus zu beobachten, indem um einen der zahlreichen Radiolarienkerne ein Anteil Zentralkapselplasma abgegrenzt wird und nannte sie deshalb Schizonten. Aus ihnen sollten dann — wie, hat er nicht gesehen — die neuen in die Gallerte eingelagerten Radiolarienindividuen (sog. Nester) entstehen. Der Vergleich der gelben Zellen bei Thalassicölla mit denen bei Sphaerozoum und Collozoum überzeugte ihn, daß es sich um Identisches handeln müsse. Da aber hier die Entstehung aus dem einzigen vorhandenen Kern doch einige Schwierigkeiten bereiten würde, stellte er die kühne Hypothese auf, daß hier die gelben Zellen Entwicklungsstadien eingewanderter fremder Radiolarien darstellten, ja er geht noch weiter und reiht die absurde Vorstellung an, daß vielleicht auch alle die gelben Zellen in den vielzelligen marinen Tieren, wie den Aktinien und so vielen anderen, nur im Palmellenstadium überwinternde oder übersommernde Radiolarien seien, die zu günstigen Zeiten wieder ausschwärmen und sich zu dem gewohnten Zustand weiterentwickeln.

An die Radiolarien schließen sich hinsichtlich der Häufigkeit einer Algensymbiose bei marinen Protozoen die Foraminiferen an, von denen eine ganze Anzahl mit Zooxanthellen zusammen lebt, wenn dies auch nur für Globigerina, Orbitolites, Peneroplis und das eigentümliche Trichosphaerium durch moderne Untersuchungen festgestellt ist; es kann kein Zweifel sein, daß unter den gelblichen und bräunlichen Einschlüssen, von denen nicht selten ältere Autoren sprechen, so manchesmal sich Algen verbergen. Carpenter deutet (1855) die gelben Zellen der Peneroplis noch als Zerfallsprodukte des Plasmas. M. Schultze beobachtete (1856) bei Rotalia Ähnliches, ohne es richtig deuten zu können; Moseley

setzt (1879) als erster für Orbitolites die pflanzliche Natur außer Zweifel[1]; Brandt zieht (1883) die Globigerina echinoides in den Kreis der sicheren Algenwirte[2], Bütschli (1886) Peneroplis mit ihren sogleich näher zu schildernden Symbionten. Über letztere und über Trichosphaerium erfreuen wir uns sorgfältiger moderner Untersuchungen von Winter (1907) und Schaudinn (1899), die dem Folgenden zugrunde gelegt sind.

Die Farbe der Foraminiferensymbionten ist keine so einheitliche, wie bei den Radiolarien. Die kleinen, runden Gebilde, die Globigerina massenhaft erfüllen, gleichen ganz denen bei Radiolarien und sind hellgoldgelb, die Bewohner der Peneroplis sind braunrot, die von Trichosphaerium braun. Bei Peneroplis ist die Besiedelung so dicht, wie sonst wohl bei keinem einzelligen Lebewesen. In einem kleinen Exemplar zählte Winter schon über 28000 Algen und in großen finden sich sicher mehr denn 100 000; oft liegen sie so eng, daß nur spärliche trennende Plasmareste zwischen ihnen zu erkennen sind. Ihre rotbraune Färbung schimmert durch die opake Schale der Tiere bei schwacher Vergrößerung mehr violett hindurch. Gelegentlich kommen bei Peneroplis sog. scheinperforierte Schalen vor, die zahlreiche Poren besitzen, welche aber nicht die ganze Schalendicke durchsetzen, und die überhaupt dünner, mehr Licht durchlassend zu sein scheinen. Tiere mit solchen Gehäusen haben interessanterweise grüne Algen und erscheinen auch als ganze grün, ohne daß die Algen sonst anders gebaut wären. Offenbar werden von den normalen Schalen die Lichtstrahlen nach dem Rot zu absorbiert, während die scheinperforierten alle Strahlen durchgehen lassen; die Rotfärbung ließe sich dann als eine Anpassung zwecks besserer Assimilation verstehen (Winter) und es läge eine hübsche Parallele zu der Erscheinung vor, daß die Florideen das Rhodophyll entwickeln, da die darüber liegenden Wasserschichten Rot absorbieren. Auch meinte schon Brandt, daß sich die Tiere mit grünen Symbionten an der Oberfläche hielten, die mit gelben und braunen aber mehr in der Tiefe wohnen, und Berthold (1888) fand bei höheren Algen hinsichtlich der Färbung eine ähnliche Verteilung.

---

1) M. und A. Weber nennen Orbitolites unter den wenigen Zoochlorellen besitzenden Meerestieren (1890); ich bin nicht in der Lage, diese Angabe zu kontrollieren.

2) Stuart (1866) leistete es sich, die längst bekannte Globigerina echinoides als ein neues Radiolar zu beschreiben und die gelben Zellen als Kerne zu deuten; Häckel sah (1870) in ihnen „Pigmentkörner".

Während wir bei den Radiolarien nach den bisherigen Erfahrungen keine Gewißheit haben, ob während des vegetativen Lebens eine Auswanderung von Symbionten stattfindet und auf solche Weise eine dem Wirte schädliche Überproduktion vielleicht vermieden wird, ist dies bei Peneroplis einwandfrei zu beobachten. Die ausgewachsenen Algen, von denen sich feststellen läßt, daß sie ihre assimilatorische Höchstleistung erreicht haben, sammeln sich hier mehr in den äußeren Kammern des Gehäuses, während die jüngeren, zunehmende Stärkeentwicklung zeigenden Exemplare mehr in den inneren, älteren und kleineren Kammern zurückgehalten werden. Die ersteren verlassen nun offenbar während des ganzen Lebens der Peneroplis den Wirt, indem sie in einen Schwärmzustand übergehen, ganz ähnlich, wie das bei Radiolarien



Fig. 6. Cryptomonas schaudinni Winter: *a*, *b* im Zooxanthellenstadium, *b* in Teilung, *c* im Flagellatenstadium. Nach Winter.

nach gewaltsamem Tode derselben von Brandt beobachtet wurde. Auch hier wird die Membran zum Platzen gebracht und ein zweigeißeliger ovaler Flagellat entschlüpft ihr (Fig. 6). Besondere Zeiten sind aber hierbei bevorzugt, so zunächst bei Einleitung einer Defäkation, wenn in der Nähe der Schalenmündung sich eine Ansammlung unverdaulicher Reste und Fremdkörper bildet, und dann vor und nach der Gametenbildung.

Bei den Foraminiferen wechseln zwei auch äußerlich kenntliche Generationen ab, eine mikrosphärische (mit auffallend kleiner Anfangskammer), zerfällt am Ende ihres Lebens in zahlreiche Einzeltiere, die, ohne befruchtungsbedürftig zu sein, sich noch innerhalb der mütterlichen Schale in eine neue, alsbald ausschlüpfende Generation makrosphärischer Individuen weiterentwickeln. Diese makrosphärischen Tiere sind von Anfang an infiziert, weil natürlich bei dem völligen Aufgehen des Muttertieres in sie auch die Algen mit aufgeteilt werden. Winter beobachtete, wie eine solche mittag

auskriechende junge Peneroplis etwa 67 Algen mitbekommen hatte; am anderen Morgen waren es schon etwa 82 geworden und am dritten Tage, als der Bau der dritten Kammer nahezu fertig war, schon über 100. Diese Tiere sind nun als Gamonten zu betrachten, denn sie entwickeln schließlich befruchtungsbedürftige Gameten, die aber durchaus frei von Algen bleiben. Dies geschieht notwendigerweise schon deshalb, weil sie viel kleiner als die Symbionten sind. Geht am Ende der geschlechtlichen Fortpflanzung das Wirtstier zugrunde, so haben nicht immer alle Algen rechtzeitig die Schale verlassen, man kann vielmehr in ihren Gehäusen dann oft noch braune Ballen von abgestorbenen Algen finden. Ob die Neuinfektion der jungen Agamonten durch bewegliche Flagellatenstadien ausgeführt wird oder die Tiere mit ihren Pseudopodien ruhende Palmellenstadien aufnehmen, die hier ganz ähnlich wie bei den Zooxanthellen der Radiolarien von einem Teil der freien Algen gebildet werden, bleibt auch hier unentschieden. Eine siebenkammerige junge mikrosphärische Peneroplis enthielt bereits wieder zwei, eine neunkammerige acht Algen. Es besteht also gegenüber den Radiolarien insofern ein Unterschied, als sich dort die geschlechtliche und die ungeschlechtliche Generation jedesmal neu infizieren muß, hier aber die geschlechtliche die Symbionten vom Muttertiere mitbekommt.

In Verdauung begriffene Algen hat Winter nie gefunden, wohl aber enthält das Protoplasma des Wirtes sehr viel frei in ihm liegende Stärkekörner, ein Befund, auf den wir im Zusammenhang mit ähnlichen an anderen Objekten noch einmal zu sprechen kommen. Winter hatte weitere Mitteilungen über Foraminiferensymbionten in Aussicht gestellt, zu deren Veröffentlichung es leider nicht mehr gekommen ist. Er hat solche bei einer Reihe anderer Arten gefunden, aber auch hier ist ihm aufgefallen, was uns schon immer begegnete und auch bei den Algensymbiosen höherer Tiere immer wieder zum Vorschein kommen wird, daß oft infizierten Arten ganz nahestehende Formen stets algenfrei bleiben und so auf die Existenz ganz spezifischer gegenseitiger chemischer Anpassungen geschlossen werden muß.

Bei Trichosphaerium, einem eigentümlichen, krustenförmigen Rhizopoden mit nur mangelhaft entwickeltem Gehäuse, das am ehesten in die Nähe von gromiaartigen Monothalamien zu stellen ist, ist die Symbiose überhaupt nicht stets verwirklicht, wenn es auch sehr dazu neigt, braune rundliche oder ovale Algen in sich

aufzunehmen. Dafür spricht schon, daß es an zwei ganz verschiedenen Lokalitäten, in Roscoff von Labbé (1895) und in der Adria und der Nordsee von Schaudinn (1899) besiedelt gefunden wurde. Wenn die Algen vorhanden sind, so sind sie auch sehr zahlreich; häufiger sind die vegetativen Stadien der durch Schizogonie und Sporenbildung sich fortpflanzenden Zustände infiziert, als die geschlechtlichen. Zu Beginn der Fortpflanzung scheinen sie hier wie alle übrigen Fremdkörper im Plasma des Tieres ausgestoßen zu werden. Auch an diesem Objekt konnte Schaudinn das Ausschlüpfen von geißeltragenden Zuständen feststellen, die fast völlig den nachher von Winter beschriebenen gleichen. Besonders zahlreich verlassen sie in dieser Form hungernde Tiere, die auch dann zu keiner Verdauung ihrer Bewohner übergehen.

Über gelbe Zellen bei Protozoen, die anderen Gruppen als den Rhizopoden angehören, wissen wir wenig. Brandt berichtete (1883) in Kürze von einem peritrichen Infusorium, das auf Hydroiden schmarotzend, oft von solchen erfüllt ist; Entz (1884) beschrieb die nicht koloniebildende Form, die sich als Spastostyla sertolariarum Kent herausstellte, dann genauer. Sie enthält stets 6—8 Zooxanthellen, selten weniger oder um einige mehr, die denen der Radiolarien und Velellen näher stehen als denen der Aktinien. Bei der Teilung werden sie auf die beiden Tochtertiere verteilt (Fig. 7). Ein anderer Zooxanthellen führender Ciliat ist die Scyphidia scorpaenae Fabre, ein auf Scorpaena lebendes ebenfalls peritriches Infusorium (Fabre-Domergue, P. 1888).

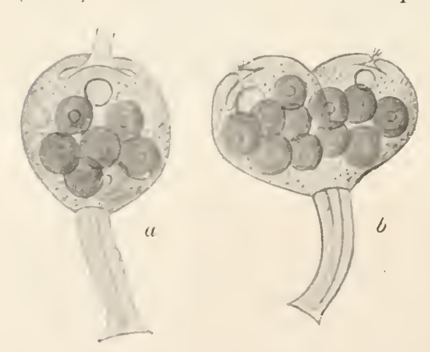


Fig. 7. Spastostyla sertulariarum Kent mit Zooxanthellen: *b* in Teilung. Nach Entz.

Wie in den Flagellaten die Zoochlorellen sehr selten sind, so sind es auch die Zooxanthellen; mir ist nur das Vorkommen von solchen in Leptodiscus medusoides Hertwig (1877) bekannt geworden. Selbst wenn vielleicht die eine oder andere Notiz noch in der Literatur verborgen sein sollte, insbesondere was marine Ciliaten anlangt, so ändert dies doch jedenfalls nichts an den großen Unterschieden, die bei Protozoen hinsichtlich der Häufigkeit der gelben Zellen zwischen den einzelnen Gruppen bestehen.

4. Vorkommen von Bakterien in Amöben

Wir können die Darstellung der Protozoensymbiose nicht abschließen, ohne noch des merkwürdigen geregelten Zusammenlebens gewisser Amöben mit Bakterien zu gedenken. Im Protoplasma der großen Pelomyxa palustris trifft man mit absoluter Sicherheit stets auf eigentümliche stäbchenförmige Einschlüsse, die den älteren Untersuchern schon lange aufgefallen sind. Greeff dünkten die Gebilde wie Kristalle (1874), Leidy (1879) und Schulze (1875) erinnern sie an Bakterien, eine Deutung, die dann von Bourne (1891), Pénard (1893, 1902) und Gould (1894) zur Gewißheit er-

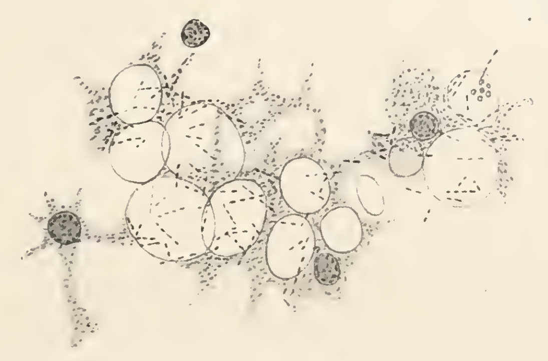


Fig. 8. Ausschnitt aus dem Plasma von Pelomyxa palustris mit Kernen, Glanzkörpern und Bakterien. Nach Gould.

hoben wurde. Das gesetzmäßige Zusammenleben ist ein so enges, wie es sonst unter den Süßwasserprotozoen kaum noch zu treffen ist. Nie werden die Bakterien vermißt, und während wir bei den Zoochlorellen immer wieder fanden, daß oft ganz nahestehende Formen algenfeindlich waren, wird hier das Vorhandensein der Organismen zum untrüglichen Charakteristikum der Gattung. Pénard geht so weit, alle zu Pelomyxa gerechneten Formen, die keine Bakterien enthalten, aus der Gattung auszuscheiden, so die Pelomyxa villosa Leidy und Pelomyxa carolinensis Wilson. Sie liegen überall im Entoplasma, zuweilen auch im Ektoplasma und bevorzugen dabei oft die in diesem liegenden Glanzkörper, wie das z. B. der Fig. 8 zu entnehmen ist, bei manchen Arten aber in ganz auffallender Weise die Oberfläche der zahlreichen Kerne, die sich in jeder Pelomyxa finden. Diese bieten dann einen ganz eigentümlichen Anblick, indem ihre Membran mit einem dichten Belag oft regelmäßig angeordneter Stäbchen allseitig überzogen ist (Fig. 9*b*; auch

in Bütschlis Protozoa findet sich bereits eine Abbildung davon), und ich habe mich selbst oft an den Pelomyxen des hiesigen Institutsgartens von der Konstanz dieser sonderbaren Lagerung überzeugt.

Sie messen 10—15 μ, manchmal auch 20 μ, ja Pénard fand sie in einem Exemplar von Pelomyxa palustris 40—50 μ lang, und stellen schlanke zierliche Stäbchen dar, die sich bei genauerem Studium in Stäbchenketten auflösen, deren einzelne Glieder durch eine gemeinsame Hülle zusammengehalten werden (Fig. 9*a*). Solche Teilstücke zählt Pénard zumeist zwei bis drei, manchmal auch bei besonders großen Verbänden sechs bis sieben, Gould (1893) bis zu neun.

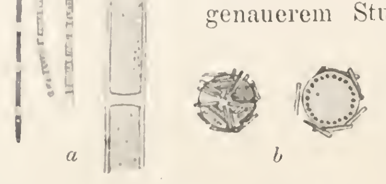


Fig. 9. Symbiontische Bakterien aus Pelomyxa palustris (*a*) und Pelomyxa vivipara (*b*), bei letzterer um den Kern gelagert. Nach Pénard.

Die Art der Verteilung und ihre Gestalt wechselt aber von Art zu Art bis zu einem gewissen Grade. Pelomyxa Belevskii Pénard, Pelomyxa binucleata Gruber, Pelomyxa paradoxa Pénard führen Bakterien, die denen von Pelomyxa palustris Greeff sehr ähnlich sehen, die von Pelomyxa prima Gruber sind besonders klein und massenhaft zwischen den Vakuolen versammelt, gerne aber auch in Kernnähe gelagert, außerordentlich klein sind sie auch bei Pelomyxa tertia Gruber; Pelomyxa vivipara Pénard zeigt sie ebenfalls die Kernoberfläche liebend, aber viel kürzer und dicker als die verwandten Pelomyxen. Es ist also sehr wohl möglich, daß es sich um verschiedene Arten handelt, aber die zu einer solchen Feststellung nötigen Kulturen sind bis jetzt noch immer fehlgeschlagen (Gould, Anhang von M. D. Hill). Unter ungünstigen Bedingungen kann man leicht beobachten, wie ein Teil der Bakterien, meist mit anderen Einschlüssen zusammen, ausgestoßen wird, sie scheinen auch dann unbeweglich zu sein.

Pénard ist entschieden dafür eingetreten, daß hier eine Symbiose vorliegt; die außerordentliche Regelmäßigkeit der Verquickung und die Tatsache, daß die Amöben nicht im geringsten geschädigt werden, sprechen entschieden dafür; in welcher Richtung aber ein Vorteil für dieselben zu suchen ist, dafür besitzen wir bis jetzt keinerlei Anhaltspunkte. Diese Frage kann nur von einem Bakteriologen gelöst werden, dem es gelingt, die Symbionten zu züchten und ihre physiologischen Eigenschaften zu studieren.

5. Symbiose der Schwämme mit Algen

Die Spongien sind von vorneherein außerordentlich geeignet, fremden Lebewesen eine willkommene Behausung zu bieten. Zirkuliert ja durch sie ein ständiger Sauerstoff und Nahrung bringender Wasserstrom und stellen die zahlreichen größeren und kleineren Kammern und Kanäle für alle möglichen Organismen die besten und geschütztesten Wohnräume dar. Dazu kommt noch, daß selbst lokale Insulte von dem niedrigstehenden, jeglicher Zentralisierung entbehrenden Organismus leicht überstanden werden. Tatsächlich machen eine Menge Würmer, Krebse, Protozoen und niedere Pflanzen davon reichen Gebrauch und geht ein Teil von ihnen von harmlosen Tischgenossen zu Parasiten über, die in dem Gewebe des Wirtes schmarotzen. Solche Zustände sind aber bei Algen gelegentlich auch Ausgangspunkt von Vergesellschaftungen geworden, die wir nicht mehr gut als Parasitismus bezeichnen können, da sich der Schwamm sichtlich daran gewöhnt hat, ja unter Umständen kaum mehr ohne die betreffenden Inwohner gefunden wird. So kommt es, daß hier alle Übergänge von Parasitismus zu geregelter Symbiose zu finden sind und es im einzelnen Fall oft gar nicht leicht ist, das Zusammenleben richtig zu rubrifizieren.

Vor allem müssen zwei Gruppen von Erscheinungen auseinandergehalten werden; eine Anzahl Spongien lebt mit einzelligen Algen zusammen, andere haben sich an höhere, vielzellige Algen gewöhnt. Die letzteren Fälle seien hier der Einfachheit halber mitbehandelt, obwohl sie so wenig wie die Bakterien der Pelomyxa unter den Titel des Abschnittes fallen. Unter den einzelligen Algen sind es Zoochlorellen und Zooxanthellen, die als Symbionten in Frage kommen, und zwar sehen wir auch hier die Regel bestätigt, daß die ersteren in Süßwasserbewohnern leben, die letzteren in marinen Tieren. Die grüne Färbung der Spongilliden unserer Weiher und Flüsse ist schon sehr lange bekannt, und der Gedanke, daß sie auf pflanzliche Organismen zurückzuführen sei, schon frühzeitig aufgetaucht. Bory de St. Vincent (1824) nimmt dafür schon eine Alge, die er Anabaina impalpabilis nennt, in Anspruch und sagt, daß die Schwämme, wo sie fehle, nicht ergrünten. Weiterhin hat sich Hogg (1840) eingehender mit dem Grün der Spongilla befaßt und seine Beziehungen zur Intensität des Lichtes festgestellt, die sich z. B. darin äußert, daß ein allseitig vom Schwamm überzogener Stein an der dem Lichte abgewandten Seite immer blasser

wurde und daß man umgekehrt verblichene Stellen, an das Licht gebracht, wieder ergrünen lassen kann. Die Färbung verursachende Algen anzunehmen, war er aber keineswegs geneigt, dachte vielmehr, daß diese Schwämme den Pflanzen näher ständen als den Tieren. 1870 taucht dann wieder eine ganz aphoristische Angabe Nolls auf, nach der die grüne Farbe der Spongillen keine Eigenfarbe sei, sondern von einzelligen Algen herrühre, die eben nur am Lichte gediehen. Eingehend begründet wird eine solche Auffassung wie für Protozoen, Hydren und Turbellarien erst von Brandt (1881, 1882), der von jener Notiz Nolls keine Kenntnis hatte. Er konnte zeigen, daß es sich um Zoochlorellen handelt, die denen in jenen Objekten recht ähnlich sind, sich aber vor allem durch ihre außerordentliche Kleinheit (1,5 — 3 μ) unterscheiden. Sie liegen in amöboiden Zellen des Schwammparenchyms und können wie bei Protozoen außerhalb des Wirtes, z. B. in Deckglaskulturen sehr wohl weiterleben und sich hier auch vermehren. Keineswegs liegt aber hier ein so konstantes Vorkommen wie etwa bei Hydra viridis vor, vielmehr spielen einmal die lokalen Lichtverhältnisse eine große Rolle, derart, daß Spongillen, die unter Brücken oder unter Steinen wachsen, farblos, beziehungsweise weißlich, gelblich oder grau sind, und kommen ferner, wie bei so vielen Protozoen, auch unter günstigen Lichtverhältnissen bei allen Gattungen und Arten völlig farblose Tiere vor. Carter fand solche in Bombay, Potts (1887) in Amerika und Weber berichtet (1890) von farblosen Ephydatia fluviatilis aus Sumatra. Auch Lancester begegnete (1882) dieser Art hellgrün, hellbraun und bleichlachsfarben. Spongilla fragilis lebt nach Weltner (1891) in einem See bei Berlin stets grau oder braun gefärbt, obwohl sie sich inmitten anderer grüner Arten befindet.

Über die Übertragung ist wenig bekannt. Wir wissen nur, daß die Gemmulae, jene merkwürdigen Dauerknospen, die, von einer festen Hülle umschlossen, den Schwammkörper überleben und aus denen auf ungeschlechtlichem Wege neue Individuen erstehen, von Algen frei bleiben, das junge Schwämmchen sich also neu infizieren muß (Beijerinck 1890); das gleiche scheint mit den aus Eiern sich entwickelnden Tieren der Fall zu sein.

Den grünen Spongilliden des Süßwassers stehen Meeresschwämme gegenüber, bei deren Färbung Zooxanthellen eine Rolle spielen. Diese sind bald hellgelb, bald bräunlich oder mehr violett und können so die verschiedensten Schattierungen und

scheinbare Varietäten verursachen. Als erster hat Schulze (1879) in der Rindenschicht von Hircinia variabilis violettbraune Algen erkannt, die nur bis in 2 mm Tiefe gedeihen, und damit Einschlüssen die richtige Deutung gegeben, die schon von Bowerbank, Schmidt und Kölliker gesehen, aber mißverstanden worden waren. Sie begründen die dunkelrotbraune Färbung vieler Hircinien. Brandt hat (1883) das Objekt ebenfalls daraufhin studiert und rein gelbe Einwohner in ihm gefunden, die sich auch in völlig abgestorbenen Schwämmen noch weiterhin hielten, während er bei einer Myxilla in der Rinde auch solche rotbraune bis violette Algen entdeckte, so daß man vermuten muß, daß in die gleiche Spongie verschiedene Zooxanthellenarten aufgenommen werden können. Auch Reniera cratera besaß gelbe Algen, die zumeist in Klumpen beisammenlagen. Der Umfang der Verbreitung ist mit diesen drei Daten sicherlich nicht umschrieben, vielmehr besteht kaum ein Zweifel, daß ähnliche Verquickung noch bei vielen anderen Schwämmen besteht.

Wir kommen nun zu den häufigen Fällen, in denen höhere Algen, die den verschiedensten Abteilungen angehören, mit Schwämmen verquickt sind. Auf sie bezog es sich, wenn wir schon oben sagten, daß hier alle Übergänge von schädigendem Parasitismus über harmlosen Commensualismus zu einem echt symbiontischen Verhältnis verwirklicht sind. Von letzterem kann man mit M. und A. Weber (1890), denen wir in neuerer Zeit wertvolle Beobachtungen über dieses Gebiet danken und deren Darlegungen wir uns im folgenden zum Teil anschließen, bei der Verbindung von Reniera fibulata mit Spongocladia vaucheriaeformis, von Reniera-Arten mit Marchesettia und Halichondria spec. mit Struvea delicatola höchstwahrscheinlich reden.

Als zum ersten Male einem älteren Naturforscher ein solcher von einer höheren Alge völlig durchsetzter Schwamm (von St. Mauritius) zu Gesicht kam, wußte er begreiflicherweise nicht, ob er das Gebilde als Alge oder als Tier ansehen müsse (Areschong 1853); er schwankte lange, entschied sich aber für das erstere, die darin vorhandenen Kieselnadeln als vielleicht einem Schwamm zugehörig bezeichnend, und nannte die Alge Spongocladia. Erst Marchesetti (1884) vermochte den wahren Sachverhalt aufzuklären und darin eine von der Alge durchflochtene Reniera fibulata zu erkennen. Erneute Untersuchung von G. Murray und A. Bordle ergab immer wieder das gleiche Zusammenleben, ja diese beiden

Autoren konnten auch noch zwei weitere Spongocladia-Arten aus Neuguinea und Neukaledonien auffinden, und auch diese durchsetzten einen Schwamm, dessen Gewebe in den geringen zur Verfügung stehenden Proben allerdings weniger stark entwickelt war.

Ähnlich liegt es mit der Lebensweise der Marchesettia spongioides, die immer wieder, von den Philippinen, Neuguinea, Neukaledonien, Singapore, Madagaskar, auf der Koralleninsel Samalona bei Macassar, auf Celebes und schließlich auch in der Adria in Reniera fibulata gefunden wurde und wo trotz emsigen Bemühens die Algen nie allein beobachtet werden konnten. Schon Semper hat (1880) einen solchen Schwamm genau beschrieben, dessen Masse zum weitaus überwiegenden Teil aus Algenfäden besteht, die nur von einem dünnen Schwammzellbelag überzogen sind, so daß man sich frägt, ob es nun das Tier oder die Pflanze ist, die den Wuchs bestimmt und unwillkürlich sich der Vergleich mit den Flechten aufdrängt. Marchesetti, Hauck und Askenasy haben die Lebensweise der Marchesettia später genauer untersucht; auch Weber hat sie wiedergefunden und der Vergleich der Schwämme scheint zu ergeben, daß es sich wohl stets um Reniera, aber um verschiedene Arten derselben handelt.

M. und A. Weber entdeckten auch eine Halichondria-Art im Indischen Archipel, die stets mit Struvea delicatula Kutz. lebte, einer Alge, die auch in nächster Nachbarschaft frei vorkam. Dieser Fall ist insofern besonders interessant, als hier die Gestalt beider Teile durch das Zusammenleben beeinflußt wird. Die Alge ist, wenn sie frei lebt, aus zahlreichen dichotom verzweigten Ästchen zusammengesetzt, im Schwammparenchym aber wuchert sie in unverzweigten Schläuchen nach allen Seiten desselben, und dieser, sonst mehr krustenförmig hinkriechend, erhebt sich, dem Wachstum der Alge offenbar folgend, zu zahlreichen Kegeln, die dann oben oft noch einen Büschel frei wachsender, aber mit das Tier durchdringenden Teilen in direkter Verbindung stehender Algen tragen.

Ähnliche, aber einseitige Beeinflussungen liegen nach Lieberkühn bei zwei Florideen vor, von denen er die eine in einem unbestimmt gebliebenen Hornschwamm, die andere in Halichondria aspera antraf (1859). Beide Algen umhüllten entweder die Hornsubstanz oder drangen auch in sie hinein; in letzterer behielt die Polysiphonia ihre Verzweigungsweise streng bei und das Hornskelet richtete sich in seinen Verästelungen ganz nach der Alge, in ersterem gibt umgekehrt die Alge (Callithamnium) ihren Habitus

auf und folgt im Wuchs der dem Schwamm von Haus aus eigenen Anordnung des Skeletes. Carter (1878), Schulze (1878), Marshall (1880), Marchesetti (1884), v. Lendenfeld (1885) und M. und A. Weber (1890) haben die Liste mit Schwämmen lebender Algen weiterhin vermehrt, und wir führen einige der von ihnen beobachteten Fälle an, obwohl sie wohl alle streng genommen, wie auch die beiden vorhergehenden, nicht mehr als Symbiose bezeichnet werden dürfen, ja zum Teil eine offenkundige parasitäre Infektion vorliegt. Letzteres gilt sicher von dem Thamnoclonium flabelliforme (Florida) in Reniera fibulata und dem Scytonema (Cyanophycee) in Spongia otahetica, denn sie verzehren Spikula und Hornskelet und nehmen schließlich ganz deren Stelle ein (Carter). In Spongelia pallescens und Aplysilla sulfurea lebt eine rosarote Floridee, die ebenfalls in und um das Hornskelet wuchert (Callithamnium membranaceum), außerdem in der Rindenschicht von Spongelia noch eine fast regelmäßig vorhandene Oscillaria spongeliae (nach Schulze) und in Psammoclema ramosum eine weitere Fadenalge (nach Marshall). Die Oscillaria spongeliae bietet insofern ein besonderes Interesse, als ihr Entdecker feststellen konnte, daß sie sich bereits im Parenchym der aus dem Schwamm schwärmenden Planulalarven reichlich findet, ja schon zwischen den Furchungszellen nachzuweisen ist, wohin sie offenbar durch die ihr eigene schraubenförmige Bewegung selbsttätig gelangt.

Schließlich möge noch mitgeteilt sein, daß auch einer unserer Süßwasserschwämme von einer höheren Alge in ähnlicher Weise heimgesucht werden kann. M. und A. Weber haben in dem See von Manindjan auf Sumatra Ephydatia fluviatilis teils farblos, teils mit grünen Flecken gefunden und konnten die letzteren auf eine Infektion von Trentepohlia spongophila zurückführen; die zierliche, verästelte Ketten bildende Alge umschlingt die Kieselnadeln und bildet auch innerhalb des Wirtes Sporangien. Das gelegentliche Vorkommen aller möglichen anderen Algen in den gleichen Ephydatien zeigt deutlich genug, wie wenig berechtigt es ist, bei solchen infizierten Schwämmen gleich an Symbiose zu denken.

Brandt (1883) nimmt allerdings an, daß man bei den Schwämmen in weitem Umfange tatsächlich von Symbiose sprechen darf. Er neigt dazu, alle die verschiedenen Algen, die systematisch so weit auseinanderstehen, als Symbionten anzusprechen und postuliert ihre weite Verbreitung wegen der in vielen Schwämmen frei im Parenchym nachgewiesenen Stärke. Vergleicht man die von

Carter (1859, 1869), Keller (1878), Lankester (1882) und von Brandt selbst (1883) gemachten Erfahrungen über das Auftreten der Stärke mit den Daten, die wir über echte und fragliche Symbionten besitzen, so decken sie sich allerdings im großen und ganzen. Gruppen, in denen Keller vergeblich nach Stärke gesucht hat, wie Halisarciden, Chondrosiden, Lithistiden, Hexactinelliden, die Kalkschwämme, haben auch noch keine Algen ergeben, und wo Angaben über Stärke vorliegen, da müssen wir nach Brandt auch von dem Untersucher nicht berücksichtigte pflanzliche Bewohner annehmen (vgl. den Abschnitt über die Physiologie der Symbiose). Hier müssen sorgfältige, vergleichende Untersuchungen einsetzen, die in gleicher Weise beide Faktoren berücksichtigen und das schwankende Bild der Schwammsymbiosen schärfer umschreiben helfen.

6. Symbiose der Cölenteraten mit Zoochlorellen und Zooxanthellen

a) Geschichtlicher Überblick und Verbreitung

Schon gelegentlich der kurzen historischen Übersicht über die allmähliche Erkenntnis der wahren Natur der grünen und gelben Zelleinschlüsse so vieler niederer Tiere mußten wir neben Protozoen, Schwämmen und Turbellarien wiederholt Cölenteraten als Algenwirte nennen. Die grünen Körper der Hydra waren ja mit das wichtigste Studienobjekt für das Problem des „tierischen Chlorophylls“, und die Einsicht, daß die gelben Zellen der Aktinien ebenfalls selbständiger pflanzlicher Natur sind, bedeutete einen wichtigen Schritt, dem die Erkenntnis, daß ähnliche Dinge bei vielen anderen marinen Metazoen vorkommen, alsbald folgte. Wie wenn eine hemmende Schranke gefallen wäre, folgte darauf rasch eine ganze Reihe von Angaben, die sich fast alle auch auf Cölenteraten bezogen. Gelbe Algen wurden nun auch bei Scyphomedusen gefunden (Geddes 1882, Brandt 1883), bei Siphonophoren (Geddes 1882, Brandt 1883), bei Ctenophoren (Chun 1880, Moseley 1882); es stellte sich heraus, daß auch andere Anthozoen hierher zu rechnen sind, wie Alcyonarien und Gorgoniazeen (Geddes 1882, Brandt 1883), und auch die marinen Hydroidpolypen keine Ausnahme machen (Hamann 1882). Handelte es sich bei all diesen Tieren um Zooxanthellen, so lehrten uns doch auch neuere Untersuchungen, daß die Süßwasserhydra mit ihren grünen Algen nicht ganz so vereinzelt unter den Cölenteraten steht, wie es anfangs scheinen wollte, sondern daß auch einige ihrer marinen Verwandten (Hydroid-

polypen) Zoochlorellen in sich bergen, die ihnen in ganz ähnlicher Weise grüne Färbung verleihen.

Mit der Vertiefung unserer systematischen Kenntnisse der formenreichen Gruppe ergaben sich noch eine ganze Menge weiterer Einzeldaten zur Verbreitung der Symbiose in ihr, so daß wir heute sagen können, daß keine größere Einheit derselben zu nennen ist, aus der nicht wenigstens der eine oder andere Fall von Symbiose bekannt geworden wäre. Wenn es im folgenden versucht wird, eine Liste symbiontisch lebender Cölenteraten zusammenzustellen, so kann diese keineswegs den Anspruch der Vollständigkeit machen. In der umfangreichen systematischen Literatur sind darauf bezügliche Angaben oft nur in aller Kürze gemacht und es ist kaum möglich, sie lückenlos zusammenzutragen. Aber selbst wenn dies der Fall wäre, so erhalten wir doch kein vollständiges Bild der Verbreitung, denn, während bei Protozoen dem Untersucher die Existenz von fremden Einmietern kaum entgehen kann, ist sie bei höheren Tieren meist nur durch Untersuchung des feineren Baues auf Schnitten festzustellen, was der systematische Forscher aber vielfach unterläßt oder nur in flüchtiger Weise ausführt. Wo die systematische Untersuchung der Objekte die Anwendung von Schnitten notwendiger macht, wie bei den Aktinien, deren Septenordnung ja nur so erkannt werden kann, da häufen sich infolgedessen auch alsbald die Daten.

Verbreitung intrazellularer Symbiose von Zooxanthellen und Zoochlorellen bei Cölenteraten (wo nichts erwähnt ist, handelt es sich um gelbe und braune Algen):

1. Hydrozoen.
   1. Hydrarier: Hydra viridis L. (Zoochlorellen).
   2. Hydrokorallinen: Millepora nodosa Esp. (Moseley, Hickson, Mangan), Sporadopora dichotoma Mos. (Moseley).
   3. Tubulario-Anthomedusen: Tubularia viridis Pictet (Pictet), Myrionema amboinensis Pictet (Svedelius), Pachycordyle fusca Müller (H. Const. Müller), Sarsia-Medusen (Brandt).
   4. Campanulario-Leptomedusen: Aglaophenia pluma L. (H. Const. Müller), Aglaophenia helleri (Müller-Calé und Krüger, H. Const. Müller), Sertularella polyzonias L. (Zoochlor., Müller-Calé u. Krüger, H. Const. Müller), Halecium ophioides Pieper (Hadzi).

5. Trachymedusen: Cunina proboscidea Metsch. (Stschelkanowzew, nach meiner Deutung).
6. Siphonophoren: Velella spirans Eschz. (Geddes, Brandt), Porpita mediterranea Eschz. (Geddes, Brandt).

2. Scyphozoen. Cassiopeia borbonica delle Chiaje (Geddes), Cass. xamachana R. P. Bigelow (Bigelow, Mayer), Cass. andromeda var. maldivensis Browne (Mayer), Cass. polypoides, Catostylus mosaicus var. symbioticus v. Lendenfeld (v. Lendenfeld, Mayer), Cotylorrhiza tuberculata Agassiz (Geddes, Claus), Phyllorrhiza punctata, Rhizostoma Cuvieri Pér. u. Less. (Brandt, nicht regelmäßig).

3. Anthozoen. 1. Oktokorallen, Alcyonaceen: Alcyonium ceylonicum Pratt (Pratt), Alcyonium pachyclados Klz. (Pratt), Clavularia australiensis Hickson (Hickson), Clavularia viridis Quoy et Gaimard (Hickson), Lobophytum-Arten (Pratt), Paraalcyonium elegans (Brandt), Sarcophytum glaucum Quoy et Gaimard (Pratt), Sclerophytum capitale Pratt, palmatum Pratt, densum Withelegge, herdmani (Pratt), Stereosoma celebense Hickson (Hickson), Xenia Hicksoni und viele andern Arten (Ashworth).

Gorgoniaceen: Gorgonia verrucosa Pall. (v. Koch), Muricea chamaeleon v. Koch (v. Koch, gelegentlich).

Pennatulaceen: Virgularia Rumphii (Hickson).

Tubiporaceen: Tubipora Hemprichi Ehrenb. (Krukenberg).

Helioporaceen: Heliopora coerulea Grimm (Moseley).

2. Hexakorallen.

Aktiniarien:

a) Hexaktiden: Aiptasia annulata Les. (Murrich), Aipt. tagetes Duch. et Mich. (Murrich), Aipt. tagetes var. castanea (Murrich), Aipt. diaphana (Geddes, Trendelenburg), Aipt. saxicolata (Trendelenburg),

Aipt. turgida (Brandt), Aipt. leiodactyla Pax (Pax), Aipt. lucida Duch. et Mich. (Pax), Aipt. spec. (Famintzin), Actinia aurantiaca (Hertwig, Geddes, Brandt), Anemonia sulcata (Geddes, Krukenberg, K. C. Schneider, Trendelenburg), Anemonia spec. (Famintzin), Anthea cereus (Hertwig, Geddes, Krukenberg, Brandt), Anthea cinerea (Hertwig), Aulactinia stelloides (McMurrich), Asteractis conchilega Duch. et Mich. (Pax), Cladocora caespitosa (Brandt), Cribrina ballii (Pax), Condylactis spec. (Famintzin), Condylactis passiflora Duch. et Mich. (Murrich, Pax), Discosoma anemone Ellis (McMurrich), Gyrostoma sancti-thomae Pax (Pax), Heliactis bellis (Geddes, Brandt), Heteranthus floridus Duch. et Mich. (Murrich, Duerden), Homostichanthus anemone Ellis (Duerden), Lebrunea neglecta Duch. et Mich. (Murrich), Oulactis flosculifera Les. (Murrich), Phymanthus crucifer Les. (Murrich, Duerden), Paradiscosoma neglectum Duch. et Mich. (Pax), Rhodactis sancti-thomae Duch. et Mich. (Murrich, Duerden), Ricordea florida Duch. et Mich. (Pax), Sargatia parasitica (Hertwig, gelegentlich), Sargatia troglodytes (Heider).

b) Zoanthiden: Isaurus tuberculatus Gray (Pax), Polythoa grandis Verr. (Pax), Parazoanthus tunicans Duerd. (Duerden, Pax), Paraz. separatus Duerd. (Duerden), Paraz. monostichus Duerd. (Duerden), Zoanthus sociatus Ellis (Murrich, Pax), Zoanthus poriticola Pax (Pax).

c) Cerianthiden: kein Fall bekannt.

Antipatharien: Eucirripathes anguina Dana, Eucir. contorta v. Pesch, Eucir. spiralis var. striata v. Pesch, Hillopathes ramosa v. Pesch, Stichopathes gracilis Gray, Stichop. saccula

v. Pesch, Stichop. variabilis v. Pesch (alle nach van Pesch).

Sklerodermen: Galaxea irregularis M. E. et H. (Krukenberg), Favia Ehrenbergi Klz. (Krukenberg), Fungia spec. (Bourne), Poecilopora Hemprichi Ehrenb. (Krukenberg), Madrepora Haimei M. E. et H. (Krukenberg), Madrepora Durvillei Miln. Edw. et H. (Fowler), Montipora tuberosa Klz. (Krukenberg), Montip. gracilis Klz. (Krukenberg), Montip. spongiosa Ehrenb. (Krukenberg), Stylophora subseriata Ehrenb. (Krukenberg), Seriatopora spinosa M. E. et H. (Krukenberg), Turbinaria conica Klz. (Krukenberg), Turb. mesenterina Lam. (Krukenberg).

4. Ctenophoren. Euchlora rubra Köll. (Chun).

Im folgenden sei nun in systematischer Anordnung berichtet, was wir über den Sitz der Symbionten im Organismus des Wirtes, über ihr Verhalten bei seiner Fortpflanzung und während der Embryonalentwicklung zurzeit wissen.

b) Symbiose bei den Hydrozoen

α) Vorkommen und Sitz der Symbionten

Den am einfachsten gebauten Körper unter den algenbewohnten Hydrozoen besitzt Hydra viridis. Sie stellt einen einfachen, aus den beiden Keimblättern des Ektoderms und Entoderms und einer zwischen den beiden ausgeschiedenen, nicht zelligen Stützlamelle gebildeten Sack dar, der mit dem geschlossenen Ende festsitzt, an der gegenüberliegenden Seite aber eine von hohlen, ebenfalls mit Entoderm ausgekleideten Tentakeln umstellte Mundöffnung besitzt. Die Algen finden sich ausschließlich in den verdauenden entodermalen Zellen, die geißeltragend das Lumen des Magens und der Arme überziehen, hier aber in jeder in großer Menge. Sie meiden dabei gewöhnlich den sich gegen den Hohlraum vorwölbenden Teil und sammeln sich mehr an der Basis und an den dieser zugelegenen Seitenteilen, nur gelegentlich erfüllen sie die ganzen Zellen in gleicher Weise, allein die große Flüssigkeitsvakuole, die sich im distalen Teil findet, frei lassend. Zwischen

diese resorbierenden Entodermzellen sind vereinzelte Drüsenzellen eingeschaltet, sie allein werden von den Algen völlig gemieden (Fig. 10).

Auch bei den marinen Hydroidpolypen pflegen sich die Algen, seien es Zoochlorellen oder Zooxanthellen, auf das Entoderm zu beschränken; die Verhältnisse werden nur dadurch etwas komplizierter, daß diese Kolonien bilden, in denen die einzelnen Polypen durch ein System von Stielen (Hydrokaulen) zusammengehalten werden und auf ihrer Unterlage mit besonderen Ausläufern (der Hydrorhiza) hinkriechen. Durch die Stiele und Ausläufer zieht ein mit den Polypen kommunizierendes Röhrensystem, an dessen Bildung sich die beiden Keimblätter in gleichem Maße beteiligen. Die Algen liegen dann nicht nur im Magenentoderm und dem der hier durchweg soliden Tentakeln, sondern auch im gesamten übrigen inneren Keimblatt der Kolonie, also auch im Hydrokaulus und der Hydrorhiza, welche einen bräunlichen oder grünlichen Farbton durch ihre Einwohner bekommen kann, die durch das farblose Ektoderm hindurchschimmern und so einen wertvollen Fingerzeig für das Auffinden einer solchen Vergesellschaftung geben.

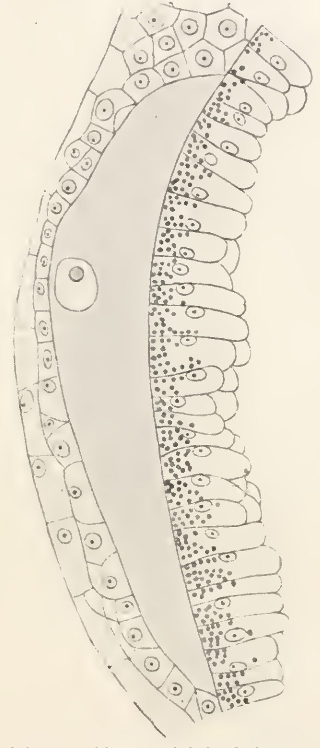


Fig. 10. Hydra viridis, Schnitt durch die Körperwandung mit jungem Ei. Nach Hamann.

Unter Umständen werden aber auch einzelne Regionen des Stockes gemieden, andere besonders bevorzugt, so scheuen die Algen bei Aglaophenia helleri das Entoderm der Tentakeln, während bei Halecium sich hier ganz regelmäßig je eine Alge in einer Wirtszelle findet, und fehlen auch völlig in den Nematophoren, jenen merkwürdigen, wahrscheinlich weitgehend rückgebildete Individuen darstellenden Gebilden der Plumulariden, die nur noch aus einem kleinen, aber nesselkapselreichen tentakelähnlichen Anhängsel bestehen. Für Halecium wird weiter angegeben, daß sie sich in dem peristomialen Entoderm, das wie bei anderen Hydroiden aus Schleimzellen besteht, nicht einstellen, was daran erinnert, daß auch bei Hydra viridis Drüsenzellen stets unbesiedelt bleiben;

Myrionema amboinensis beherbergt in einem großen Entodermwulst, der sich an der Übergangsstelle von Schlund und Magenraum findet, die Symbionten in besonderer Menge. Liegen sie bei anderen Formen in den Tentakeln nur spärlich oder meiden sie sie gar völlig, so ist bei dieser interessanten Myrionema-Art gerade das Gegenteil der Fall. Die Algen (Zoochlorellen) wuchern hier gerade in den Fangarmen ganz erstaunlich und füllen die Wirtszellen so sehr an, daß auf Schnitten kaum noch Andeutungen ihrer Struktur zu erkennen sind und die Tentakeln zu ganz gedrungenen, keulenförmigen Gebilden umgewandelt werden.[1] Pictet (1893) hat diese merkwürdige, im Leben lebhaft grüne Form zum ersten Male aus Amboina beschrieben, ohne allerdings das Wesen der eigenartigen Gestalt der Tentakeln zu verstehen. Er sah die Algen für Kerne an und wurde so verführt, auf völlig abweichende Verhältnisse im Bau der Tentakeln zu schließen und daraufhin ein neues Genus aufzustellen. Tatsächlich handelt es sich nur um eine sekundäre Deformation derselben unter dem Einfluß einer vom Wirtsorganismus nur mangelhaft regulierten Vermehrungstätigkeit der Algen, die sich in geringerer Zahl auch im übrigen Hydranthen, im Hydrokaulus und der Hydrorhiza finden. Man muß vermuten, daß eine solche Umformung der Tentakeln deren Eignung zum Fang der Beute erheblich herabsetzt, und es liegt in einem solchen Falle die Annahme nahe, es möchte sich lediglich um eine gelegentliche parasitäre Überschwemmung handeln; daß dem aber nicht so ist, geht daraus hervor, daß Svedelius (1907) später die Art von mehreren Lokalitäten der Südküste von Ceylon (Galle) erhielt und genau die gleichen, ungewöhnlichen Verhältnisse an allen Exemplaren wieder antraf und sie im Gegensatz zu Pictet richtig deutete.

Durch Moseley (1881)[2] und Hickson (1899) wissen wir, daß auch die eigentümlichen Hydrokorallinen von Zooxanthellen

---

1) Wenn Svedelius (1907) daraus schließt, daß die Algenzellen von den Entodermzellen leben, so scheint er mir jedoch zu weit zu gehen. Das histologische Bild wird nur durch die Überfüllung der Zellen recht unklar, tatsächlich zeichnet er selbst mehrfach die queren Zellgrenzen ein. Da er auf Schnitten keine deutliche Mundöffnung der Polypen findet, meint er, sie würde ganz rückgebildet und die Ernährung allein von den Algen bestritten. Pictet zeichnete sie aber schon deutlich sichtbar in der gewohnten Weise ab und Stechow weist bereits in seinem Referat auf die Unhaltbarkeit dieser Annahme hin, die durch schräg orientierte Schnitte verursacht sein dürfte.

2) Moseley hielt sie allerdings noch für besondere, dem Tiere eigene Zellen, obwohl er beobachtete, daß die kugeligen, gelben Gebilde sich innerhalb

durchsetzt sind. Es sind das Tierstöcke, die auf den ersten Blick mit den zarten und zierlichen Hydroiden nichts gemein haben und eher wie Korallen anmuten. Dies rührt davon, daß vom Ektoderm der Tiere mächtige Kalkskelete abgeschieden werden, in denen nur spärliche Höhlungen und Kanäle für den lebendigen Teil der Kolonie ausgespart bleiben. Die einzelnen Polypen, eigentliche Freßpolypen oder Gastrozoide, umstellt von einem Kranz stark rückgebildeter Fangpolypen oder Daktylozoide, die der Mundöffnung entbehren und dafür reichliche Nesselkapselbatterien tragen, sind durch ein vielfach verzweigtes Netzwerk von Stolonen miteinander verbunden, und deren Entoderm ist es vornehmlich, das hier von den gelben Zellen vollgepfropft ist. Von hier treten sie aber auch in die Gastrozoide und Daktylozoide über (Moseley). Eingehendere Untersuchungen über die genaue räumliche Verteilung in den komplizierten, schwer gut zu fixierenden Kolonien fehlen aber noch. Ihre starke Verkalkung bringt es mit sich, daß immer nur die oberflächlichsten, 1—2 mm messenden Schichten lebensfähig sind, die tieferen Regionen aber entsprechend dem Fortschritt des Wachstums und der Verkalkung absterben müssen. Die Symbionten, die ja auch allein in den obersten, noch gut durchleuchteten Regionen gedeihen können, passen sich diesen Umständen an, zu oberst sind die Kanäle am dichtesten besiedelt, die tieferen Regionen der noch lebenden Teile spärlicher, die der Degeneration — Moseley nennt sie eine fettige — verfallenen, vielfach blind endenden Stolonen sind ganz frei von ihnen. Wir werden auch später noch öfter auf die Erscheinung stoßen, daß Gebiete des Wirtes, die der Resorption verfallen sind, rechtzeitig von den Algen verlassen werden.

Mit dem dünnen lebendigen Überzug und dem Aufenthalt der Algen hängt auch die Färbung der lebenden Kolonien zusammen. Sie sind bei Millepora an den Spitzen lebhaft gelb gefärbt, während die toten Teile braun erscheinen.[1]

Bisher haben wir gesehen, daß entweder alle Teile einer Kolonie annähernd gleichmäßig mit Algen versehen oder daß einzelne Regionen im Polypen gemieden oder bevorzugt waren; weitgehende Unterschiede im Bau der Polypen, wie sie die Hydrokorallinen aufwiesen, hinderten nicht eine einheitliche Durchdringung.

---

einer deutlichen Membran in zwei, manchmal in vier Zellen teilten. Auch Agassiz hatte sie schon bei Millepora gesehen und abgebildet.

1) Die verlassenen Cönosarkröhren bieten schmarotzenden Algen eine willkommene Wohnstätte.

Lediglich die Plumulariden machten hierin eine Ausnahme, insofern die kleinen Nematophoren, die hier vor, hinter oder seitlich am gewöhnlichen Freßpolypen sitzen, stets algenfrei geblieben sind. Wo aber bei den Cölenteraten der Polymorphismus am höchsten entfaltet wird, treffen wir auch auf die Erscheinung, daß einzelne Individuen einer Kolonie konstant gemieden werden. Es sind bisher in der Gruppe der Siphonophoren meines Wissens nur zwei Gattungen als Algenträger bekannt geworden, Velella und Porpita, nahe verwandte, der Ordnung der Chondrophoriden angehörige Tiere. Auch hier waren es Brandt und Geddes, die zuerst erkannten, daß die vorher schon von einer Reihe älterer Zoologen beobachteten gelben Einschlüsse symbiontische Algen darstellen.[1] Ersterer gab auch bereits einige spärliche genauere Mitteilungen über die Verteilnng in der Kolonie (Velella), die durch Untersuchungen, die bisher noch nicht veröffentlicht sind und zu denen ich Frl. M. Kuskop veranlaßte, bestätigt und in mancher Hinsicht erweitert werden konnten. Die Velellenkolonie stellt ein länglich-ovales Floß dar, das auf seiner Oberseite ein schräg aufgesetztes, über den Wasserspiegel schauendes „Segel“ trägt, das auch tatsächlich als solches benutzt wird, an dessen Unterseite aber eine große Anzahl Einzelindividuen hängen, in der Mitte ein großer, zentraler Polyp, der „Magen“, um diesen eine Menge Polypen, die allein in den Dienst der Fortpflanzung treten (Gonozoide), und nach außen ein weiterer Kranz von Daktylozoiden, das heißt von tentakelähnlich aussehenden Fangindividuen ohne Mundöffnung. Diese letzteren bleiben stets frei von Algen, ohne daß wir wissen, welche Umstände dies bedingen; ja es hat den Anschein, wie wenn schon die Nähe derselben den Algen unangenehm wäre, denn während in den Entodermkanälen, die vom Randstück zum Magen ziehen, sonst reichlich Symbionten liegen, vermißt man sie auch in ihnen, soweit sie über ihre Ansatzstellen hinweggehen.

---

1) Die älteren Angaben über gelbe Zellen bei Chondrophoriden sind recht zahlreich. Krohn (1848) beschrieb sie zuerst bei Velella spirans L., nannte sie allerdings Leberzellen und schrieb ihnen verdauende Tätigkeit zu; Vogt (1854) erkannte ihre weite Verbreitung im Organismus der Kolonie, auch an Stellen, die mit der Verdauung nichts zu tun haben, und tritt deshalb gegen die Krohnsche Deutung auf. Bedot (1884) findet sie beim gleichen Objekt vornehmlich in der sogenannten Leber und in den Kanälen des Randteiles. Agassiz (1883) notiert ihr Vorkommen bei Velella mutica. Für Porpita sind Lacaze Duthiers (1861), Stuart (1870) und Agassiz (1883) Gewährsmann.

Stets wird ferner das zentrale Magenindividuum von ihnen gemieden und auch die Gonozoide werden, wie wir noch sehen werden, nur rasch und sichtlich widerwillig passiert, wenn die Algen zu den an ihnen knospenden Geschlechtsindividuen, den Medusen, gelangen müssen. Die vornehmste Wohnstätte stellt vielmehr das komplizierte entodermale Kanalsystem dar, das in dem zentralen Floßteil und dem Segel sich ausdehnt, vor allem die zwischen dem Magen und der vielfach gekammerten Luftflasche gelegene sogenannte Leber, dann die das Randstück regelmäßig durchsetzenden, sich vielfach

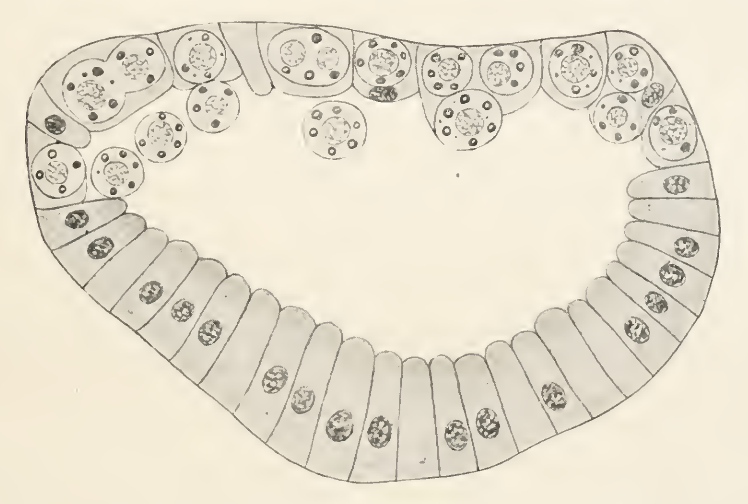


Fig. 11. Querschnitt durch einen Leberkanal bei Velella. Nach Kuskop.

verzweigenden Kanäle und die Röhren, die den Rand des Segels begleiten. Diese letzteren sind vielleicht deshalb so dicht besiedelt, weil hier die besonders intensive Belichtung die besten Bedingungen zu bieten vermag. Die „Leberkanäle“ werden interessanterweise nicht gleichmäßig von den gelben Zellen durchsetzt, diese finden sich vielmehr lediglich in den oberen Hälften der Kanäle, die von gewöhnlichen Entodermzellen gebildet werden, nie in den unteren, die aus lebhaft resorbierenden und dazwischen eingestreuten secretorischen Zellen aufgebaut sind (Fig. 11).

Zum ersten Male begegnen wir bei den Velellen nach Beobachtungen von Kuskop auch der Erscheinung, daß die Algen nicht nur im Entoderm vorkommen. In den so dicht bewohnten Regionen des Randstückes findet man regelmäßig auch einzelne Algen oder kleine Gruppen von ihnen in der Gallerte, die sich zwischen dem

Hohlraumsystem ausdehnt, also im Bereich des Mesoderms. Überfüllte Zellen, in denen sie nach rückwärts hinausgedrängt liegen, aber doch noch einen spärlichen Zusammenhang mit dem übrigen Zelleib besitzen, machen es verständlich, auf welche Weise sie dahin geraten.

Von Porpita gab Brandt (1883) lediglich die Tatsache an, daß sich auch in ihr die symbiontischen Algen fänden. Kuskop, die Porpita umbella Müller untersuchen konnte, traf auf deutliche Unterschiede in der Besiedelung gegenüber Velella. Das dort so dicht besetzte Randstück bleibt ganz algenfrei, die Leberkanäle sind oben und unten gleichmäßig bewohnt, die Entodermkanäle über der Luftkammerschicht bleiben im Gegensatz zu Velella wieder ganz frei. Wenn wir auch zurzeit die Gründe solcher für die betreffende Art dann jeweils typischer physiologischer Sympathien und Antipathien nicht kennen, so deuten sie uns doch jedenfalls an, daß hier alles andere als eine einfache parasitaere Überschwemmung vorliegt.

Die Spezialisation in der Verteilung auf die einzelnen Individuen erreichte innerhalb der Hydrozoen bei den Siphonophoren den Höhepunkt. Lernten wir ferner an ihnen, daß hier ausnahmsweise auch das Mesoderm Wohnstätte der Algen werden kann — es gilt dies auch für Porpita —, so ergänzen in dieser Richtung noch Beobachtungen, die Müller-Calé und E. Krüger (1913) an Sertularella polyzonias, also einem Hydroidpolypen machten; denn hier wird sogar das Ektoderm zum normalen Aufenthalt derselben. Es handelt sich dabei um Zoochlorellen, die aber offenbar nicht in den Zellen, sondern zwischen ihnen leben und deshalb auch oft ganz merkwürdig gestaltet sind. Sie bevölkern Entoderm und Ektoderm der Hydranthen wie der Stiele, meiden jedoch, wie bei Aglaophenia, die Tentakeln.[1]

Über symbiontische Algen in Hydromedusen wissen wir nur sehr wenig. Brandt (1880) teilt allerdings mit, daß er in Sarsien solche gefunden und solche auch bei einigen anderen Hydromedusen gesehen habe, aber er gibt leider gar nichts Genaueres darüber an. Hiervon abgesehen, ist mir nur noch ein Fall bekannt, der sich auf Trachymedusen bezieht. Es handelt sich dabei noch dazu um Verhältnisse, die von dem Autor selbst ganz anders gedeutet wurden, die ich aber tatsächlich als unzweifelhafte Belege für die Existenz einer Algensymbiose erklären muß. Stschel-

1) 1908 und 1913 wurde diese Sertularella in Neapel derart infiziert gefunden. Es handelt sich also offenbar um ein konstantes Vorkommen.

kanowzew (1906) beschrieb bei Cunina proboscidea Metschn. ganz eigentümliche Samenzellen, die sich fast an der ganzen Oberfläche der Subumbrella entwickeln, ausgenommen das die Mundöffnung umgebende Gebiet. Die Zellen des Ektoderms sind dort dicht erfüllt von rundlichen und ovalen Gebilden, die einen vieleckigen Körper mit hellglänzenden Einschlüssen im Inneren tragen, ohne eine Geißel zu besitzen. Es sollen dies die fast fertigen Spermien sein, die demnach hier eine Form besäßen, wie sie sonst bei keinem Cölenteraten zu finden ist, wo ja überall geschwänzte Spermien mit kondensiertem Kopf gebildet werden. Stschelkanowzew hegte selbst lange Zeit Zweifel an seiner Deutung, zumal Metschnikoff von Cunina bereits typische Spermien beschrieben hatte (1886), meint aber schließlich doch, daß es sich bei letzterem um eine Täuschung gehandelt haben müsse, und der glänzende Beobachter fremde, zufällig in den Gastralraum gelangte Spermien für die der Cunina gehalten habe. Tatsächlich können, wie gesagt, diese „Spermien“ nur Zooxanthellen sein; dies ergibt sich schon aus ihrem ganzen Bau und aus der Art, wie sie zuhauf in jeder Epithelzelle liegen. Hören wir weiter, was er über die Befruchtung mitteilt, so werden dem Leser die letzten Bedenken schwinden. Ebenso gestaltete „Spermien“ kann man nämlich auch massenhaft im Körper geschlechtsreifer Weibchen beobachten, wo sie besonders in der Gallerte und auch im Entoderm stellenweise massenhaft auftreten. Der Autor will diese Gebilde auch bei der Befruchtung in Funktion treten sehen, seine Bilder und Mitteilungen genügen aber nicht, um daraus etwa den Schluß ziehen zu können, daß die Algen in die Eizellen übertreten. Die im Gastrovaskularsystem dieser Tiere sich entwickelnde Medusengeneration soll aber wieder gewöhnliche, in Bündeln beisammenliegende, geschwänzte Spermien erzeugen. Schon allein diese starke Zumutung zweier ganz verschieden gebauter Samenzellen bei zwei Generationen einer Tierform genügt wohl, die Haltlosigkeit dieser Darstellung darzutun, aus der wir vielmehr schließen dürfen, daß bei Cuninen Algen, höchstwahrscheinlich Zooxanthellen, im Ektoderm, Entoderm und Gallerte vorkommen. Diese Meduse erinnert uns damit einmal an die Sertularella polyzonias, von der wir eben mitteilten, daß beide Keimblätter besiedelt werden, und andererseits an die Velellen und Porpiten, wo auch neben dem Entoderm die Gallerte in Frage kommt.

Was die Menge der Algen in einer Zelle anlangt, so wechselt sie nach der Art und dem Gewebe. Wir teilten eben

schon mit, daß sich unter Umständen regelmäßig nur eine einzige in jeder Zelle finden kann, das Typische sind einige, etwa drei bis fünf, unter Umständen ist die ganze Zelle vollgepfropft von ihnen. Mehrfach wurde beobachtet, daß die Algen die Nähe der Stützlamelle bevorzugen, so bei Hydra, Myrionema u. a. Dies mag so zu erklären sein, daß in dem distalen vakuolenreicheren Teil der Entodermzellen vornehmlich die Prozesse der Verdauung ablaufen, die Algen also gewissermaßen an der Basis der Zelle ein ungestörtes Plätzchen finden, und außerdem spielt vielleicht auch die intensivere Belichtung, der sie hier wohl ausgesetzt sind, eine richtende Rolle.

Gar nicht selten kommt es vor, daß aus überfüllten Zellen einzelne Algen in den Gastralraum austreten oder ausgestoßen werden und dann hier, durch den Geißelschlag der ihn auskleidenden Zellen getrieben, flottierend gefunden werden (Pachycordyle fusca nach H. C. Müller (1914), Aglaophenia nach Müller-Calé und E. Krüger (1913), Millepora nach Moseley (1881), Velella und Porpita nach Kuskop)[1], bei anderen Formen dagegen fehlen solche freie Algen (Sertularella polyzonias z. B.). Werden Hydranthen rückgebildet, was sich bei Hydroidpolypen nicht selten ereignet, so werden nach Beobachtungen an Halecium ophioides die Algen nicht etwa in das Seewasser entlassen, sondern mit dem Zelldetritus in das Lumen des Stieles geführt, hier fortgetrieben und an anderer Stelle wieder vom Entoderm aufgenommen (Hadzi, 1911). Das gleiche Schicksal werden wohl auch die von überfüllten Zellen abgegebenen Algen zumeist haben, insbesondere werden sie auch eine Quelle für die Neuinfektion der Zellen an den Vegetationspunkten sein (Müller-Calé und E. Krüger).

Die Fähigkeit weiter zu wachsen ist nämlich bei den Hydroidpolypenstöckchen auf kleine Bezirke von dauernd embryonalen Charakter beschränkt, die sich an den Spitzen der Äste und Stolonen befinden. Hier entstehen ständig durch Teilung neue Zellen, besteht also auch ein steter Bedarf an Algenmaterial. In erster Linie bekommen die jugendlichen Zellen diese bereits bei der Teilung mit, indem die infizierte Mutterzelle mindestens einen der in ihr enthaltenen Symbionten in die distal gelegene Tochterzelle übergibt.

---

1) Bei Velella liegen die freien Algen in den Leberkanälen offenbar auch nur im dorsalen Teil des Lumens, an den das hier allein infizierte Epithel anschließt (Kuskop).

Die Verteilungsweise ist dann eine rein passive und das hierzu nötige Algenmaterial stellen die dort besonders lebhaften Teilungen derselben zur Verfügung. Hadzi meint, daß der an sich schon hier herrschende regere Stoffwechsel des Wirtsorganismus als teilungbefördernder Reiz für die Algen in Frage kommt. Daß es aber neben einer derartigen Weitergabe der Insassen von der Mutterzelle auf beide Tochterzellen auch vorkommt, daß Algen in der Wachstumsregion von außen her aufgenommen werden, muß man aus der Beobachtung schließen, daß bei Halecium die Zellen dieser Region anfangs nicht durchweg Symbionten besitzen[1] (Hadzi 1911). Hierbei kommen dann die eben erwähnten im Gastralraum frei schwimmenden Algen in Frage. Handelt es sich in solchen Fällen um eine passive Aufnahme oder um ein aktives Eindringen? Zunächst wäre ersteres ohne weiteres möglich, denn die Entodermzellen der Cölenteraten nehmen ja mit amöboiden Ausläufern Nahrungstrümmer amöbengleich auf und verdauen sie intrazellular, und man kann sich sehr wohl denken, daß sie mit den Algen desgleichen tun, nur daß diese dann der Einwirkung ihrer verdauenden Fermente sich entziehen können. Tatsachen, die wir gelegentlich der Übertragungsweise der Algen auf die Eier kennen lernen werden, zusammen mit einigen anderen, rücken aber auch eine selbständige Invasion in den Bereich des Möglichen. So trifft man gelegentlich bei Tieren, die sonst durchweg die Algen nur im Entoderm besitzen, vereinzelte auch im Ektoderm, wohin sie nur auf eigene Faust, geleitet von ihrem Streben nach möglichster Terraineroberung, und die Stützlamelle durchbohrend gelangt sein können. Sie vermögen sich aber in dieser Region nicht zu halten, sie haben sich hierher gewissermaßen verirrt und gehen infolge ungünstiger Ernährungsbedingungen zugrunde (Hydra, Halecium; Hadzi). Auch in den typischen Regionen verfallen übrigens die Algen vereinzelt der Degeneration, so im Magen (Aglaophenia; Müller-Calé und E. Krüger) oder bei Myrionema vornehmlich in Entodermwülsten, die vom Hypostom in den Magen hängen (Svedelius). Von den Velellen werden wir später noch zu berichten haben, daß in den Fortpflanzungsindividuen alle fremden Insassen verdaut werden. Dabei handelt es sich offenbar stets um Algen, die aus inneren Ursachen oder mangelnder Belichtung degenerieren und dann nicht mehr gegen die Einwirkung verdauender Säfte gefeit sind.

---

1) Müller-Calé und E. Krüger wollen das nicht recht glauben.

Die gleichen Versorgungsweisen wie für die immer weiter wachsenden Vegetationspunkte kommen natürlich auch für die durch Knospung neu entstehenden Polypen in Betracht. Diese gehen aus Faltungen der beiden Keimblätter hervor und ihr Entoderm ist so von vornherein mit Algenmaterial versehen.

β) Übertragungsweise der Symbionten bei geschlechtlicher Fortpflanzung

Die Übertragungsverhältnisse der Algen bei geschlechtlicher Fortpflanzung liegen bei den Hydrozoen naturgemäß nicht ganz einfach. Lediglich bei Hydra entstehen am Polypen selbst Eizellen, aus denen alsbald wieder Polypen werden. Vielfach besteht vielmehr ein ständiger Wechsel zwischen ungeschlechtlich sich vermehrenden kolonienaufbauenden Polypen einerseits und Ei- bzw. Samenzellen erzeugenden freischwimmenden Medusen andererseits (viele Hydrocorallinen, Tubulario-Anthomedusen, Campanulario-Leptomedusen, Siphonophoren); andere bilden diese Medusen zurück und entwickeln ihre Geschlechtsprodukte in merkwürdigen Medusoiden oder Sporosaks (Gonophoren); die Trachymedusen endlich geben die Polypengenerationen völlig auf und aus ihren befruchteten Eiern entwickeln sich sogleich wieder Medusen

Übersehen wir, was uns bisher über das Verhalten der Algen bei der geschlechtlichen Fortpflanzung bekannt wurde, so ergibt sich, daß die Manigfaltigkeit der Befunde nicht nur von jener der Fortpflanzungsverhältnisse herrührt, sondern auch davon, daß die Algen sich auch gleichen Bedingungen gegenüber bei den einzelnen Arten verschieden verhalten. Unter Umständen findet sich noch der zweifellos ursprüngliche Zustand, daß das Ei überhaupt keine Symbionten mitbekommt, sondern erst spätere Stadien sie jeweils neu aufnehmen müssen. Dies ist z. B. nach Herb. Const. Müller (1914) bei Pachycordyle fusca der Fall. Die Zooxanthellen dieser Form finden sich in allen Teilen des Stockes, in jeder Epithelzelle des Hydranthen liegen drei und mehr hintereinander, auch in den Tentakeln sind sie vorhanden und fehlen nicht im Entoderm der Gonophoren, nie aber konnten sie in den Eizellen oder im Hodengewebe gefunden werden, das, nur von der Stützlamelle geschieden, dem letzteren dicht anliegt. Es muß hier also erst entweder die aus dem Ei sich entwickelnde freischwimmende Larve (Planula) oder der jugendliche Polyp neu infiziert werden, der aus der sich festsetzenden Larve alsbald hervorgeht. Ersteres ist jedoch äußerst unwahrscheinlich,

da die Planula, einer Mundöffnung entbehrend, keinerlei Nahrung aufnimmt. Das geschieht erst, nachdem im festsitzenden Zustande eine Verbindung des Magens mit der Außenwelt hergestellt wurde und ein Kranz von Tentakeln um den Mund sich gebildet hat. Daß dann sehr leicht freie Zustände der Algen an das Entoderm des Polypen heran und in dieses hinein gelangen können, liegt auf der Hand. An der Existenz freier Algen im Seewasser ist nicht zu zweifeln, wir werden später noch hören, daß die Algen den Tod ihres Wirtes hier ebenso zu überdauern vermögen wie bei den Protozoen, und haben ja auch schon gesehen, daß sie nicht selten bei Lebzeiten in das Lumen des Gastralraumes austreten, von wo sie ohne weiteres durch die Mundöffnung des Polypen, der unverdaute Reste durch sie erbricht, in das Freie gelangen können.

Ebenso verhält es sich mit Sertularella, der Form, von der wir schon sagten, daß Müller-Calé und Krüger bei ihr die Symbionten nicht nur im Entoderm, sondern auch im Ektoderm trafen. Hier erfüllen sie also sogar die beiden die männlichen und weiblichen Gonangien bildenden Keimblätter, und doch sind die Eizellen stets frei von ihnen, ebenso wie ihre Entwicklungsstadien. Bei dieser Art wurden auch die Planulalarven durch Zerzupfen geprüft, ohne daß Algen festgestellt werden konnten, auch nicht kurz nach ihrer Festheftung. Was wir für Pachycordyle notwendig erschließen mußten, wird also hier zur Gewißheit: Es wechselt periodisch ein algenfreier und ein mit Algen vergesellschafteter Zustand der Tiere ab und jede Kolonie muß nach Ablauf ihres Larvenlebens die Algen neu aufnehmen.

Der normale Zustand für Hydroiden scheint aber die direkte Übertragung auf das Ei zu sein. Ein solcher Vorgang ist bereits mehrfach beobachtet worden. Zum ersten Male geschah dies durch Hamann an der grünen Hydra. Wir haben schon in der Einleitung die historische Bedeutung dieses Befundes berührt. Während ein so sorgfältiger Untersucher wie Kleinenberg noch keine Klarheit in die Verhältnisse bringen konnte und meinte, daß die „grünen Körper", die er gar wohl im Ei beobachtete, dort auch entständen, vermochte Hamann (1882) den interessanten Vorgang folgendermaßen zu beschreiben: schon die erste, ektodermale Anlage des Ovariums, die auf Wucherung und Wachstum der interstitiellen Zellen zurückzuführen ist, wird von einer größeren Ansammlung der Zoochlorellen in der entsprechenden Region des Entoderms begleitet, so daß die Stelle schon mit bloßen Auge an ihrer

dunkleren Färbung zu erkennen ist (siehe Figur 8). Hat das Ei, indem es sich auf Kosten seiner Nachbarzellen ernährt, eine gewisse Größe erreicht, so treten die ersten Zoochlorellen durch die Stützlamelle, die die beiden Epithelien scheidet, hindurch und wandern in das unmittelbar dahinter liegende, allmählich Dotter aufspeichernde Ei ein. Ein ständiger Zustrom vergrößert ihre Zahl, so daß sie das fertige Ei massenhaft überall im Plasma enthält. Eine aktive Bewegung möchte Hamann hierbei ausschließen; er denkt, daß sie von dem gesteigerten Nahrungsstrom, der vom Entoderm nach dem Ei notwendig ziehen muß, mitgerisssen werden (Fig. 12).

Manchmal geraten auch einige Algen dabei in gewöhnliche Ektodermzellen, sie verbleichen aber hier, obwohl sie noch besser belichtet sind als im Entoderm, gehen zugrunde und werden ausgestoßen (Hadzi, 1906).[1] Hadzi ist es interessanterweise auch gelungen, die Infektion der Hydra viridis-Eier künstlich zu verhindern, indem er fand, daß, wenn man Tiere ins Dunkle bringt, die eben die erste Andeutung des noch farblosen Ovars zeigen, keine Zoochlorellen in dieses übertreten. Die Eier wachsen unter solchen Bedingungen zwar viel langsamer, erlangen aber doch schließlich normale Größen. Leider entwickelte sich von 20 auf solche Weise farblos erhaltenen Eiern nur ein einziges, die übrigen fielen zu früh ab und gingen zugrunde; diesem einen aber entschlüpfte ein völlig farbloser Polyp, der leider auch nach kurzem einging. Weitere Versuche nach dieser Richtung wären zweifellos recht wünschenswert, denn mit ihnen ist der Weg beschritten, die bei der Eiinfektion wirkenden Kräfte genauer zu analysieren. Hadzi hat auch noch mit farbigem Lichte gearbeitet. In rotem Lichte verhielten sich die Algen wie bei Tageslicht, in blauem und violettem traten sie viel spärlicher über, in schwachem grünen gar nicht mehr.

Wir werden später mitzuteilen haben, daß man auch auf anderem Wege völlig symbiontenfreie Hydra viridis erzielen kann, Eibildung ist an solchen aber noch nicht beobachtet worden.

Einen Hydroidpolypen, der mit symbiontischen Algen lebt und in Generationswechsel mit wohlentwickelten Medusen steht, kennen wir bis jetzt nicht. Vielleicht besitzen Syncoryne-Arten Algen, denn es existiert eine alte Angabe von Brandt (1883), wo-

1) Daß dergleichen auch bei marinen Hydroidpolypen unabhängig von der Infektion vorkommt, haben wir oben schon berührt.

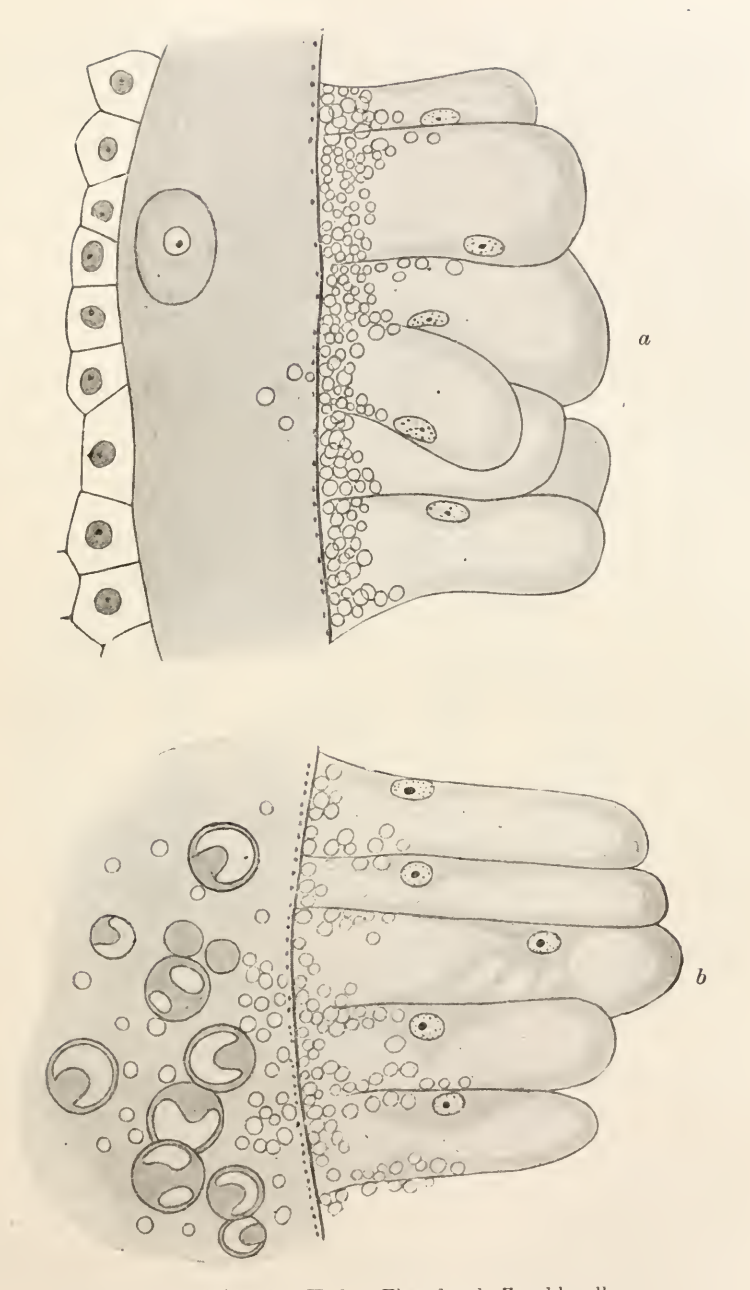


Fig. 12. Infektion des Hydra-Eies durch Zoochlorellen:
a) erstes Eindringen, *b*) fortgeschrittenes Stadium, im Ei Algen und Dotter.
Nach Hamann.

nach in Sarsia, der zu Syncoryne gehörigen Meduse, sowie in verschiedenen anderen Hydromedusen Zooxanthellen vorkämen. Es fehlen aber jegliche nähere Angaben oder spätere Beobachtungen, soweit ich sehe. Vermuten dürfen wir wohl in einem solchen Fall, daß die Meduse bei ihrer Entstehung als Knospe schon ihr ganzes entodermales Hohlraumsystem, Magen, Radiarkanäle, Ringkanäle, das ja unmittelbar vom Entoderm der Polypenkolonie sich herleitet, mit den Algen durchsetzt bekommt; ob aber von hier aus in der geschlechtsreifen Meduse auch die Eier behaftet werden, oder ob der Polyp sich neu infiziert, können wir nicht sagen. Beide Möglichkeiten sind bei anderen Hydrozoen verwirklicht, die letztere, die wir wiederum für die ursprünglichere halten, bei den Velellen, die erstere bei Millepora. In beiden Fällen handelt es sich aber um Organismen mit mehr oder weniger unvollständig entwickelten, wenn auch frei schwimmenden Medusen.

Wenden wir uns zuerst Velella zu. Hier entwickeln sich an den ausschließlich in den Dienst der Fortpflanzung tretenden Blastostylen zahlreiche in Gruppen beisammenstehende Medusen. Diese werden auf jungen Stadien bereits infiziert, indem durch das Lumen der sonst freien Blastostyle vereinzelte Algen gestrudelt werden, die in die Knospen eintreten und hier von den Zellen der eben angelegten vier Radiärkanäle aufgenommen werden. Es scheint in der Regel in jede derselben nur eine einzige zu gelangen und diese sich dann an Ort und Stelle zu vermehren; der Zuzug ist jedenfalls nur ein sehr geringer (Figur 13a). Interessanterweise gerät nie eine Zooxanthelle in das Magenepithel hinein. In den Knospen vermehren sich die Algen lebhaft weiter und ordnen sich alsbald derart an, daß sie jeweils die Kantenregion der abgeflachten Kanäle einnehmen, so daß schon am lebenden Tier acht gelbe Bänder durchschimmern (Fig. 13b) (Häckel 1862, Kuskop). Die fertigen Medusen lösen sich vom Stock, bevor die Geschlechtsprodukte sichtbar geworden sind, und treiben eine Weile auf der Oberfläche, um hierauf in tiefere Regionen zu sinken, wo sie dieselben erst zur Reife bringen; ein einziges Mal wurde eine solche „Chrysomitra" mit einem Ei angetroffen (Metschnikoff in der Straße von Messina), sonst waren alle treibend gefundenen Medusen noch nicht geschlechtsreif. Mit dieser Wanderung in große Tiefen muß es zusammenhängen, daß die Zooxanthellen[1] in den Chryso-

1) Woltereck nennt die gelben und bräunlichen Algen irrtümlich Zoochlorellen.

mitren von Woltereck (1904) fast stets in degenerierendem Zustand, kernlos und oft ihre Inhaltskörper im Entoderm zerstreut gefunden wurden. Er deutet dies wohl mit Recht so, daß hier die Algen der Chrysomitra nur als Nahrung mitgegeben werden,

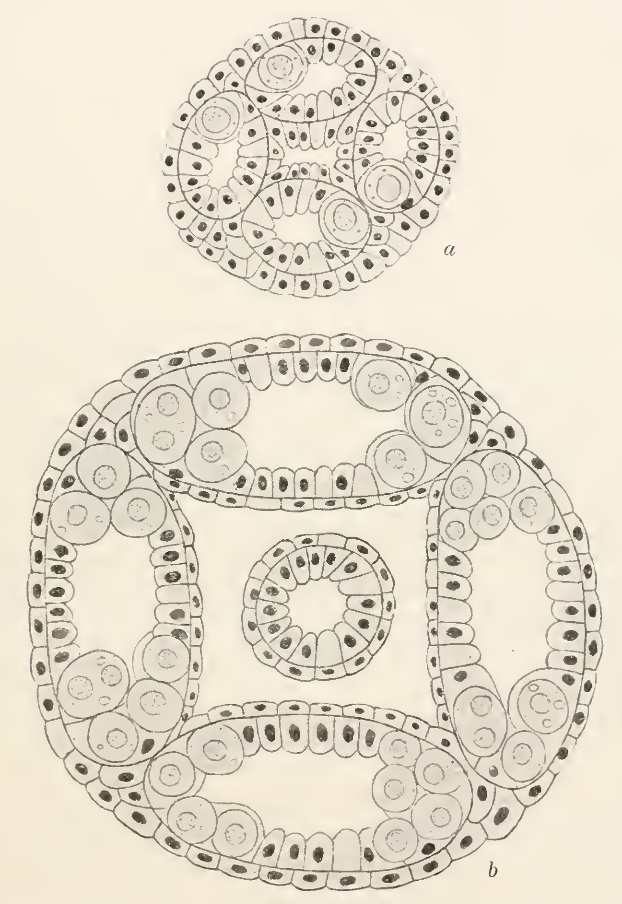


Fig. 13. Querschnitte durch jüngere und ältere mit Zooxanthellen infizierte Medusenanlagen bei Velella. Nach Kuskop.

zumal eine Assimilation derselben in den Tiefen, in die sie geraten, ausgeschlossen ist. Solange die Medusen noch an den Blastostylen hängen, bemerkt man noch keinerlei degenerative Anzeichen. Während die Larvenstadien wieder zur Oberfläche aufsteigen, müssen sie sich wohl schon infizieren, da von Kuskop in Velellen, die etwa 1,5 mm maßen, bereits Symbionten in den zentralen Regionen der Kanäle konstatiert wurden.

Auch die Hydrokorallinen bilden zum Teil freischwimmende kleine Medusen. Wie bei vielen anderen, in Generationswechsel mit Polypen stehenden Medusen, bilden sich die Geschlechtszellen nicht erst in der Meduse, sondern bereits im Polypen, und zwar ferne von der Knospe, die zum Geschlechtstier sich entwickeln soll, im Ektoderm des Hydrokaulus. Von hier treten sie als kleine Zellen schon in das innere Keimblatt über, passieren also ähnlich wie die infizierenden Algen die Stützlamelle, und wandern nun in diesem nach der Medusenanlage hin und in diese hinein. Während dies bei allen übrigen Hydroiden neue, eigens zu diesem Zweck gebildete, spezifische Knospen sind, finden wir bei den Hydrokorallinen den eigentümlichen, vielleicht als primitiv aufzufassenden Umstand, daß die Geschlechtszellen in eines der schon differenzierten Gastrozoide oder Daktylozoide eintreten und daß dadurch erst diese Polypen veranlaßt werden, nachträglich ihren zum Teil ja ganz beträchtlich abweichend gebauten Körper für ein, wenn auch hier nur sehr kurzes freischwimmendes Leben umzugestalten. Nicht hierzu passende Teile werden rückgebildet, andere umgebildet und es werden so aus ihnen sehr niedrig organisierte Medusen, denen Mund, Radiärkanäle, Velum und Tentakeln fehlen. Nachdem sie aus der Ampulle des Skelets, in der sie sich entwickeln, ausgetreten sind,[1] machen sie nur schüchterne Schwimmversuche, worauf die weiblichen Medusen die vier Eier, die sie zu bilden pflegen, ausstoßen. Während sich nun der Polyp in die Meduse verwandelt, liegen bereits zahlreiche Zooxanthellen im Entoderm, aus dem der wichtigste Teil des stattlichen Manubrinms, ein eigentümliches vakuolisiertes Gewebe, hervorgeht. Inzwischen wachsen die vier Eizellen auf Kosten der übrigen Schwesterzellen, die von ihnen aufgefressen werden, heran. Erst in ausgewachsenem Zustande, kurz vor der Lösung der Meduse, werden sie von den Algen infiziert. Ganz wie bei Hydra treten erst wenige, dann mehr von ihnen in das Eiplasma über, wo sie sich reichlich weiter vermehren (Fig. 14). Noch im freischwimmenden Zustand dauert diese Überwanderung an (Hickson 1900, Mangan 1909).

---

1) Da die Ampulle ursprünglich für einen schmächtigen Polypen gedacht war, ist sie für die sich in die Breite entwickelnde Meduse alsbald zu klein; entsprechend ihrem Wachstum weitet sich aber die Höhlung, so daß wir genötigt sind, die Ausscheidung irgendwelcher kalklösender Säuren durch die Medusen anzunehmen, die ebenso wie die ganze merkwürdige Formwandlung der Polypen durch eine innere Sekretion der Geschlechtszellen ausgelöst zu denken ist.

Für die männlichen Medusen gibt Mangan an, daß sie gar nicht mehr von den Zoochlorellen durchdrungen werden. Da man aber aus den Angaben Moseleys notwendig schließen muß, daß die Algen von Haus aus in den Polypen vorkommen (von einem Daktylozoid gibt er eine eindeutige Abbildung), so glaube ich, daß an dieser Mitteilung nur richtig sein kann, daß die männlichen Medusen völlig frei von Algen sind und daß man hieraus den Schluß ziehen muß, daß sie, soweit sie vorher in dem Polypen saßen, diesen rechtzeitig verlassen haben und sich in das beim

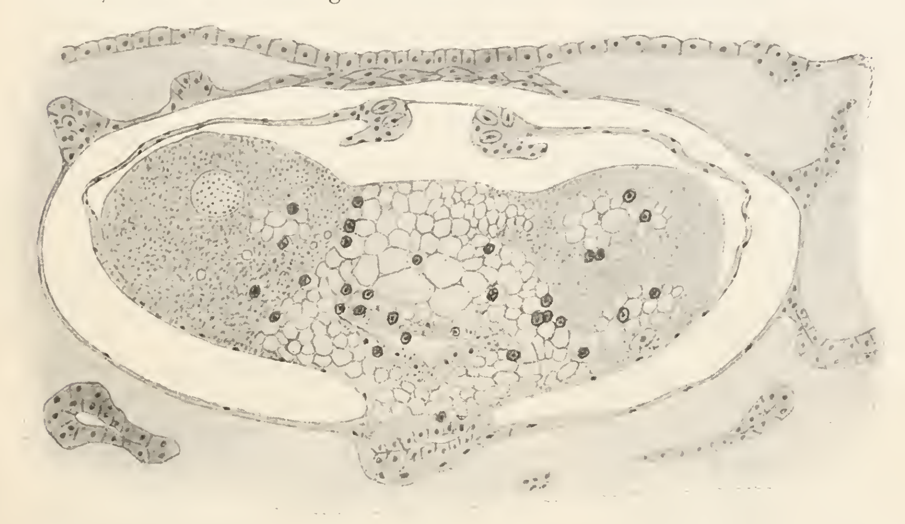


Fig. 14. Infektion der am Medusoid sich entwickelnden Eier durch Zooxanthellen bei Millepora. Nach Mangan.

Stocke bleibende Stolonennetz zurückzogen. Da ja die männliche Meduse nach der Entleerung ihrer Samenzellen alsbald zugrunde geht, erscheint dies als zweckmäßige Einrichtung. Wir haben ja schon beobachtet, daß bei Rückbildungen von infizierten Geweben die Algen die erhalten bleibenden Teile aufsuchen (einzelne degenerierenden Hydranthen) und werden in der Folge bei Scyphopolypen auch sehen, wie bei der Einschmelzung der Polypententakeln an der sich entwickelnden Ephyralarve die Insassen rechtzeitig sich zurückziehen. Bei den weiblichen Medusen liegen die Dinge aber anders. Durch den Verbleib der Algen in der Meduse wird die Infektion der Eier ermöglicht und die hierbei nicht verwandten haben beim Zerfall des erschöpften Tieres immer noch die Möglichkeit, in ein freilebendes Stadium überzugehen.

Bei allen anderen Hydroidpolypen, über deren Zusammenleben mit Algen wir bisher unterrichtet sind, werden keine freischwimmenden Medusen mehr gebildet, sondern nur dauernd festsitzende, verschieden weit rückgebildete Sporosaks erzeugt. Am nächsten schließt sich an die Verhältnisse, wie sie sich bei Millepora fanden, die Infektionsweise bei Halecium an (Hadzi 1911), denn auch hier werden die Eizellen erst attakiert, nachdem sie an ihrem definitiven Platz in der Anlage der rudimentären Meduse angelangt sind. Diese knospen hier in größerer Zahl gemeinsam an einem modifizierten, lediglich zum Träger herabgesunkenen Polypen, dem Blastostyl. Zuerst gelangen die Algen natürlich schon mit Beginn seiner Bildung in dessen Entoderm und von da dann in die Manubrien der Medusoide, die sich ja durch Faltung von diesem herleiten. Dort trennt sie von der die Eizellen führenden Zwischenschichte des Ektoderms wieder nur die Stützlamelle, die alsbald durchsetzt wird, so daß nun den Algen der Weg in die noch wachsende Eizelle offen steht. In Menge liegen sie dann in ihr, vermehren sich hier reichlich und sammeln sich besonders in der Region um den Eikern.

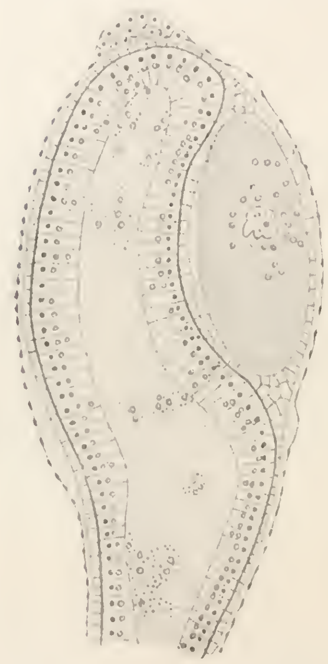


Fig. 15. Schnitt durch eine Gonophore von Aglaophenia mit infizierter Eizelle. Nach Müller-Calé und Krüger.

In gleicher Weise gelangen bei Halecium die Algen auch in das entsprechend gelegene Hodengewebe. Nur finden sie hier zwischen den sich bildenden, bald plasmaarm werdenden Samenzellen weniger günstige Lebensbedingungen, sie schwinden deshalb in der Folge wieder und halten sich nur noch in dem epithelialen Wandbelag des Hodens.

Hadzi vertriet die Ansicht, daß es sich um eine aktive Wanderung der Algen handle. Es soll aber lediglich der Strom des Nahrungszuflusses sein, der sie zu den Eiern führt und die Tendenz, jegliche Gelegenheit zu benützen, um sich im Organismus weiter auszubreiten. Gerade in der wenig rationellen Infektion des Hodens sieht er einen Beweis für eine derartige Auffassung.

Am frühesten werden die Eizellen bei Aglaophenia infiziert, hier nehmen sie bereits während ihrer Wanderung zu den Gonophoren, im Entoderm des Stammes, Zooxanthellen auf. Sobald die Zelle genug Plasma gebildet hat, um einen solchen Platz zu bieten, finden wir Algen in ihr. Die Untersucher (Müller-Calé und E. Krüger) sind hier der Meinung, daß es sich um solche Algen handle, die vorher ausgestoßen worden waren, und daß diese nun von den amöboiden Fortsätzen der kriechenden Geschlechtszellen aufgenommen werden. In den Gonophoren, die hier in besonderen, umgewandelten Ästen, den Corbulis, vereint sind, findet dagegen offenbar keine Aufnahme mehr statt, nur die schon in den Eiern liegenden Algen teilen sich noch rege. Auf älteren Stadien trennt hier zudem eine stets algenfreie ektodermale Schicht die Eizelle vom Spadix (Fig. 15). Die männlichen wandernden Geschlechtszellen werden dagegen nicht infiziert, denn in dem samenbildenden Gewebe der Gonophoren wurden nie Algen gesehen, sie finden sich hier nur im Entoderm und im Lumen des Spadix.[1]

γ) Die Symbionten während der Embryonalentwicklung

Die Entwicklung eines Hydroidpolypen aus dem Ei ist eine so einfache, daß auch für das Verhalten der Zoochlorellen bzw. Zooxanthellen keine besonderen Komplikationen zu erwarten sind. Das einzige algenbewohnte Objekt, dessen Eier infiziert werden und dessen Embryonalentwicklung auch studiert wurde, ist Aglaophenia helleri (Müller-Calé). Die Eizellen furchen sich hier, wie zumeist bei den Hydroiden, total, die einzelnen Blastomeren sind in ihrer Größe ziemlich variabel, die im Eiplasma zerstreuten Algen werden hierbei wahllos in die Furchungszellen aufgenommen. Nachdem so eine mehrschichtige Morula gebildet wurde, schwinden die Zellgrenzen wieder und es tritt an ihre Stelle ein Syncytium, wie es bei manchen Verwandten von Anfang an entsteht. Hierauf sondert eine allmählich auftauchende Stützlamelle einen oberflächlichen ektodermalen Teil des Syncytiums, in dem der Dotter immer

1) In der ektodermalen Hülle der männlichen Gonophoren trifft man auch vereinzelte grüne Algen bei Aglaophenia helleri an, die Ursache der für sie charakteristischen grünen Färbung sind (Müller-Calé und E. Krüger). Näheres ist über sie nicht bekannt. Es handelt sich aber sicher um eine akzidentelle Infektion mit einer zweiten Algenform, die nicht durch die Eier vererbt wird. In den weiblichen Gonophoren fehlen sie merkwürdigerweise.

spärlicher wird, von einem zentralen entodermalen (Delamination). In beide Regionen gelangen, ganz dem Zufall überlassen, Zooxanthellen, in der ersteren gehen sie aber in der Folge zugrunde, während sie im Entoderm den ihnen zusagenden Nährboden finden, den sie im erwachsenen Tier ja auch ausschließlich beibehalten. Zuerst wird das oberflächliche Syncytium wieder in Epithelzellen aufgeteilt, später erst geschieht das mit dem Entoderm, in dessen solider Masse auch nachträglich durch Auseinanderweichen der Zellen die erste Anlage des Cölenterons erscheint (Fig. 16).

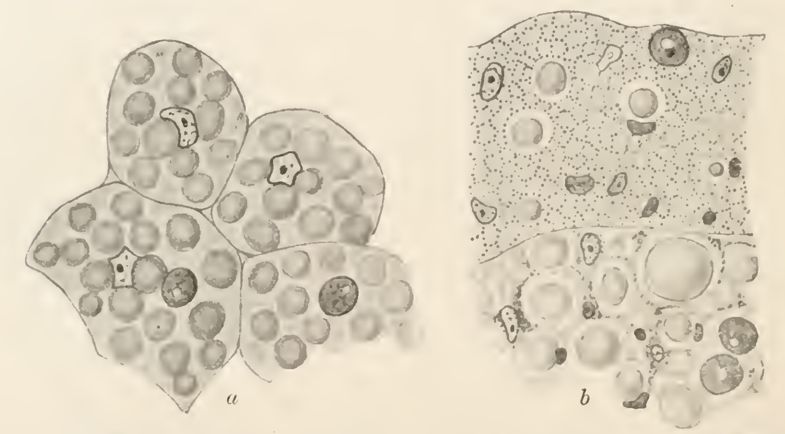


Fig. 16. Entwicklung von Aglaophenia helleri: *a*) Ausschnitt aus einem Morulastadium, in zwei Furchungszellen liegen außer den Dotterkugeln Zooxanthellen, *b*) ektodermales und entodermales Syncytium geschieden, in beiden Zooxanthellen. Nach Müller-Calé.

Ein solches Verhalten ist als recht ursprüngliches anzusehen; wo sonst bei höheren Tieren die Symbionten in das Ei gelangen, ist dafür gesorgt, daß sie während der Embryonalentwicklung sämtlich an die ihnen zukommende Stelle gelangen. Wenn wir bei mehreren Hydroiden die entsprechenden Vorgänge kennen würden, würden vielleicht auch Fälle darunter sein, bei denen die Anpassung insofern einen Schritt weitergeht, als sich vor der Delamination, vielleicht schon vor der Furchung, die Algen in den zentralen Regionen des Eies sammeln, damit sie ausschließlich in die Entodermzellen geraten.

c) Symbiose bei Scyphozoen

Bei den Scyphozoen besteht ähnlich wie bei den Hydrozoen ein Wechsel zwischen einer Polypengeneration (Scyphostoma) und

einer Medusengeneration. Vornehmlich sind es hier die Medusen, die von symbiontischen Algen als Wohnsitz gewählt werden. Gelegentlich kommt es aber auch vor, daß bereits der Scyphopolyp die Algen birgt und sie unmittelbar den hier durch den merkwürdigen Querteilungsprozeß der Strobilation an ihm sich bildenden jugendlichen Medusen (Ephyren) übermittelt. Derartiges wurde von v. Lendenfeld (1888) an den zu Phyllorhiza gehörigen Polypen und von Bigelow an Cassiopea (1900) beobachtet. Die leider ziemlich spärlichen Daten über Algen im Gewebe von Scyphozoen geben überhaupt sicherlich kein erschöpfendes Bild der Verbreitung der Erscheinung und möglicherweise ist eine Symbiose bei der Polypengeneration noch viel häufiger. Alle mir bekannt gewordenen Beobachtungen erstrecken sich auf die Gruppe der Rhizostomeen. Geddes (1882) und Brandt (1883) haben auch hier zuerst die Verhältnisse richtig beurteilt und erkannt, daß das, was schon vorher als „gelbe Zellen“ oder als merkwürdige Drüsenzellen, z. B. von Hamann (1881) gesehen worden war, tatsächlich Zooxanthellen darstellte. Zoochlorellen kommen bei Scyphozoen nicht vor.

Der ursprüngliche Sitz ist die Entodermzelle. Das Gastrovaskularsystem wird bei den Scyphomedusen zu einem außerordentlich komplizierten System von vielfach in engen Maschen anastomosierenden Röhren und alle diese sind z. B. bei Cotylorhiza tuberculata L. Agassiz von Zooxanthellen überfüllt. Kaum ist eine Zelle in ihm zu finden, die frei von ihnen wäre. Insbesondere sind es die dichteren Verästelungen, die bevorzugt werden, aber auch die Mundarme, die Trichterkrausen, der Zentralmagen und die Filamente enthalten die Symbionten in Menge. Dazu kommt, daß sie, wie es auch bei Hydroidpolypen und Siphonophoren der Fall war, zu einem beträchtlichen Teil auch frei im Gastrallumen flottieren, von wo sie die amöboiden Entodermzellen ohne weiteres aufnehmen können. Ob es sich dabei wieder um Algen handelt, die aus überfüllten Wirtszellen ausgestoßen wurden, oder ob neben den intrazellularen Bewohnern auch ständig freilebende existieren, wissen wir nicht. Meist liegen die gelbbraunen Algen in Gruppen beisammen und springen als kugelige oder traubige Ballen in die an das Entoderm grenzende Gallerte vor. Nach Claus (1884) sollen sie merkwürdigerweise aber trotzdem den vereinzelten aus dem epithelialen Gefüge sich lösenden und in diese Gallerte austretenden Entodermzellen stets fehlen.

Die Regel scheint aber bei den Rhizostomeen zu sein, daß diese die Gallerte durchsetzenden Zellen Wohnsitz der Zooxanthellen sind. So sind bei Catostylus (Crambessa) mosaicus var. symbioticus v. Lendenfeld die gelben Zellen gleichmäßig in den oberen Partien der Schirmgallerte verteilt, während sie bei Phyllorhiza punctata hier in fleckenbildenden Gruppen angehäuft sind (v. Lendenfeld 1888). Auch von Cassiopea polypoides Keller wird berichtet, daß sie in großer Menge dicht unter das äußere Epithel eingebettet sind, auch hier zumeist zu größeren Haufen vereint, in den tieferen Regionen aber fehlen; reichlich sind hier auch die Gonaden und die Mundtrichter durchsetzt, spärlich versorgt dagegen der Rand des Saugnapfes und die Mitte der Scheiben (Keller 1883[1]). Fügen wir noch hinzu, daß Brandt (1883) von einer anderen Cassiopea-Art aus Neapel erwähnt, daß in jeder der braunen Saugkrausen die Algen zu Tausenden liegen, daß Bigelow bei Cassiopea xamachana R. P. Bigelow auch in der Schirmgallerte nächst der Oberfläche auf ganze Nester von Zooxanthellen stieß, daneben sie aber auch im übrigen Mesenchym traf, manchmal auch in Entodermzellen des Gastralraumes oder gar frei in diesem, und auch Cassiopea andromeda var. maldivensis Browne solche enthält, so haben wir das wenige, was über ihr Vorkommen und ihre Wohnstätten bei Scyphomedusen bekannt ist, wohl erschöpft. Von Rhizostoma cuvieri wäre noch zu sagen, daß, wenn es überhaupt Symbionten enthält, es nur wenige sind, die teils grünlich gelb, teils schmutzig gelbbraun nur die Mundarme, nicht aber die Saugkrausen bewohnen.

Bei der Durchsichtigkeit der Gewebe nehmen sie natürlich auch einen wesentlichen Anteil an der Färbung der Tiere, die außer durch pflanzliche Farbstoffe auch noch durch tierische Pigmente zustande kommt. Unter Umständen werden letztere sogar durch das Chlorophyll und Xanthophyll völlig zugedeckt. Die Cassiopea xamachana ist im Leben grünlich blaugrau. Der grünliche Ton stammt von den Algen; hält man die Medusen einen Monat im Dunklen, so schwindet das Grün völlig, die Meduse wird bleich,

---

1) Keller hält die Gebilde noch nicht für pflanzlicher Natur; er diskutiert wohl die Möglichkeit, glaubt sie aber ablehnen zu müssen, obwohl sie sich mit Jod violett bis bläulich färben. Eine zellulosehaltige Membran vermochte er nicht nachzuweisen. Er denkt an Reservestoffe bergende Zellen. Schon Claus weist ihnen jedoch den richtigen Platz ein.

durchsichtig und graublau.[1] Catostylus mosaicus ist normalerweise kobalt-blau, in Port Jackson aber ist die Art durch Zooxanthellen bis auf die äußersten Enden der Mundarme, die tief blau erscheinen und von ihnen gemieden werden, einheitlich bräunlich gefärbt, in Brisbane Harbor und Melbourne ist sie gewöhnlich nicht infiziert. Auch die grünliche Färbung der Cassiopea andromeda var. maldivensis wird durch Alkohol alsbald ausgezogen und stellt keine Eigenfarbe des Tieres dar.

Es dürfte kaum ein Zweifel bestehen, daß auch noch bei so mancher anderen Form die bei den Scyphomedusen häufige bräunliche oder grünliche Färbung durch pflanzliche Farbstoffe bedingt ist.

Eine Infektion der Eier der Medusen ist bis jetzt noch nirgends beobachtet worden. v. Lendenfeld gibt zudem ausdrücklich an, daß die schwärmenden Larven von Phyllorhiza noch frei von gelben Zellen sind. Unter Umständen nimmt aber, wie erwähnt, der unscheinbare Polyp schon freischwärmende Algen in sich auf; in wieder anderen Fällen sind Polypen und junge Medusen noch frei; bei Crambessa treten die Algen stark auf, wenn sie schon mehrere Dezimeter im Durchmesser besitzen (v. Lendenfeld 1888). Ephyren von Cotylorhiza aber besitzen sie schon, wenn sie erst 1,5 — 2 mm im Durchschnitt haben und noch auf einem achtlappigen Stadium stehen (Claus 1884). Ob hier vielleicht auch schon die Polypen infiziert sind, wissen wir nicht.

Genauere Kenntnis über einen sicheren derartigen Fall verdanken wir den schönen Untersuchungen Bigelows an Cassiopea xamachena. Der Scyphopolyp, der zu dieser Meduse gehört, besitzt im Mesoderm schon zahlreiche in kleinen Nestern beisammenliegende Algen, die sich, grünlichbraun gefärbt, von dem weißlichen Wirtsgewebe deutlich abheben. Der Entwicklungszyklus dieser Form ist nun dadurch besonders verwickelt, daß — wie man dies auch sonst beobachten konnte — der Polyp sich nicht nur durch Abschnürung von jungen Medusen fortpflanzt, sondern auch seitlich oberhalb des stielartig verjüngten Fußendes kleine, sich alsbald lösende Knospen bildet, die ganz den Bau von Planulalarven besitzen, wie sie aus dem befruchteten Ei einer Meduse schlüpfen (Fig. 17). Alle drei Keimblätter des Polypen beteiligen sich an der Entstehung der ovalen, allseitig bewimperten Gebilde. Uns

1) Die Algen sind grünlich braun, sind aber offenbar Zooxanthellen; Bigelow nennt sie „Zoanthelae“.

interessiert hier nun vor allem, daß auch die Symbionten hierbei in die Pseudoplanula mit übernommen werden. Sie sind vor allem in der bei der Knospung dem Mutterpolypen zugewandten Hälfte zu finden. Tagelang schwimmen sie nun, die algenführende Region nach hinten, umher, bis sie sich festsetzen und in einen neuen Scyphopolypen umwandeln. Dies wird im wesentlichen schon während der Schwärmzeit erreicht. An dem algenfreien Pol

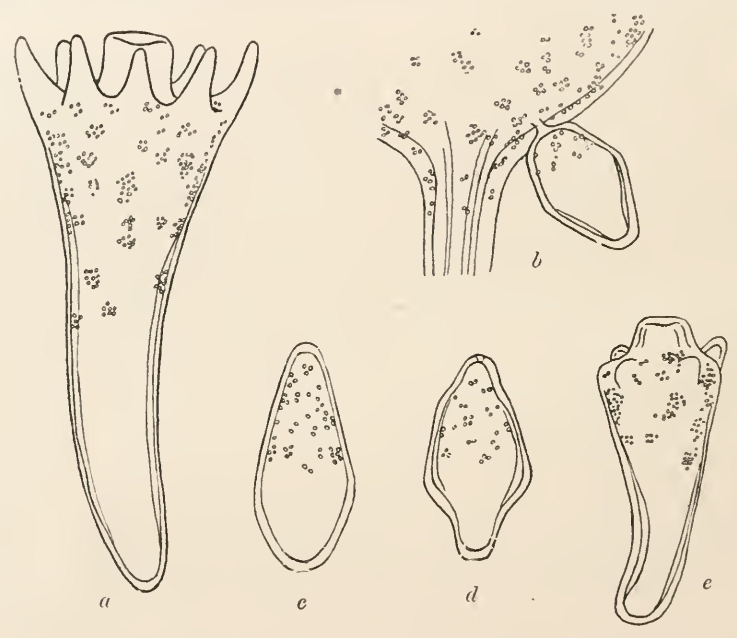


Fig. 17. Übertragung der Zooxanthellen bei Bildung planulaartiger Knospen am Polypen von Cassiopeia xamachana: *a*) Polyp, *b*) Knospe in Loslösung, *c*, *d*) freischwimmende Stadien, bei *d* Durchbruch des Mundes, *e*) Neubildung der Tentakeln unmittelbar vor dem Festsetzen. Nach Bigelow.

bricht am zweiten bis dritten Tag eine kleine Mundöffnung durch, die Region des Peristoms erhöht sich und um dieses wölben sich allmählich auch schon im Kranze die ersten Tentakeln hervor. In einem derartigen Zustande setzt sich der junge Polyp mit der beim Schwimmen nach vorn gerichteten Seite fest. Die Zone des Polypen, die in die einzige in der Folge abzuschnürende Ephyra übergeht (Cassiopea xamachana besitzt eine „monodiske Strobila"), ist bereits reichlich von Algen durchsetzt, so daß diese bei den komplizierten Wachstumprozessen und Lageverschiebungen, die zur Differenzierung der Ephyra führen, überall einfach von dieser übernommen werden

können. Hierbei werden die Tentakeln des Scyphostoma, in denen die Algen ebenfalls liegen, rückgebildet. Das einzuschmelzende Zellmaterial wird von der jungen Ephyra resorbiert, die Symbionten aber suchen, hierbei besondere Ansammlungen bildend, zentraler

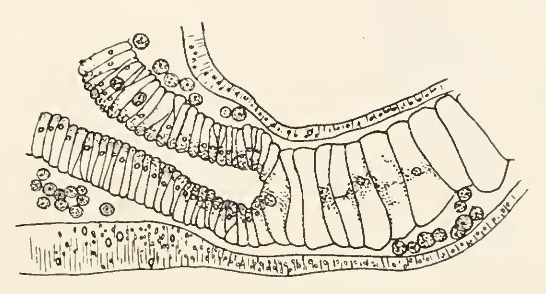


Fig. 18. Schnitt durch den Rand einer sich entwickelnden Ephyra von Cassiopeia; die Symbionten verlassen den Tentakel vor dessen Rückbildung; mesodermale Lage derselben. Nach Bigelow.

gelegene Regionen des Tieres auf, und entgehen der Auflösung (Fig. 18). Bigelow bildet einen Schnitt durch eine eben abgelöste Ephyra ab, aus dem zu entnehmen ist, daß die Algen zu dieser Zeit schon überall im Mesoderm der Mundregion, der Sub- und Exumbrella liegen und besondere Ansammlungen sich an der jungen zentralen Verlötungsstelle der Exumbrella finden.

d) Symbiose bei den Anthozoen

α) Vorkommen und Sitz der Symbionten

Von allen größeren Gruppen der Anthozoen wissen wir, daß bei ihnen Algensymbiose vorkommt, ja bei manchen ist die Erscheinung sogar eine außerordentlich verbreitete. Wir betrachten zuerst die Oktokorallien und hierauf die Hexakorallien etwas genauer.

Symbiose bei den Oktokorallien

In allen Gruppen der Oktokorallien sind Tiere bekannt geworden, die ständig mit Algen zusammen leben, wobei es sich ausschließlich um Zooxanthellen handelt. Während wir aber hinsichtlich der Alcyonarien ziemlich gut unterrichtet sind, ist über Gorgoniaceen, Pennatuliden, Tubiporaceen und Helioporaceen wenig mehr als eben die Tatsache des Vorkommens zu berichten.

Die Alcyonarien stellen fast durchweg massige, fleischige Kolonien von unregelmäßiger, baumförmiger oder lappiger Gestalt dar, nur wenige sind abweichend gebaut, wie vor allem die sehr

ursprüngliche Gruppe der Cornularinen, bei denen etwa zylindrische Einzelindividuen von Wurzelausläufern emporsteigen und unter Umständen in einer Peridermhülle stecken ganz ähnlich der der Hydroidpolypen. Von den Tieren, die dieser Gruppe angehören, abgesehen, sind aber die Einzelpolypen zu mehr oder weniger stattlichen Bündeln derart verschmolzen, daß nur ihre oberen, die gefiederten Tentakeln tragenden Enden frei bleiben.

Zwischen die gemeinsame ektodermale Hülle und die verschiedenen entodermalen Mägen der Polypen schiebt sich eine mächtige verbindende bindegewebige Masse, das Mesoderm, ein, in das vom Ektoderm sich sondernde Zellen eindringen, die auch das hier nur schwach entwickelte Skelet zu erzeugen haben. Das ganze Cönenchym wird ferner von einem komplizierten System von entodermalen Kanälen durchsetzt, die vielfach mit den Mägen der Polypen in Verbindung stehen. In diese Mägen springen acht längsziehende Septen vor, die in der Regel an ihrem freien Rande einen vielfach gewundenen Wulst, ein Mesanterialfilament, tragen, dessen Bedeutung vornehmlich in den zahlreichen hier gehäuften Drüsenzellen beruht. Diese erzeugen die Verdauung einleitende Stoffe, die definitive Verdauung ist auch hier eine intrazellulare.

Endlich müssen wir noch der Siphonozoide Erwähnung tun, eigentümlicher rückgebildeter kleiner Polypen, die keine Tentakeln mehr besitzen, an bestimmten Stellen unter Umständen außerordentlich angehäuft sitzen und deren Aufgabe wahrscheinlich nur noch darin besteht, als Poren eine bessere Zirkulation zu ermöglichen.

Die symbiontischen Algen kommen, soweit ich sehe, nur in den Zellen des Entoderms vor, sind aber in diesem keineswegs gleichmäßig verteilt, sondern bevorzugen ganz allgemein besondere Regionen. Scheinbar durchweg finden sie sich ferner frei in den entodermal ausgekleideten Hohlräumen, unter Umständen (Cornularinen) sogar fast ausschließlich. Am zahlreichsten sind sie in den fiederförmigen Anhängen der Tentakeln, den Pinnulä; hier sammeln sich solche Massen, daß auch ihr Lumen ganz davon erfüllt werden kann. Ferner liegen sie in Menge in den Tentakeln selbst und im Entoderm des freien Teiles der Polypen (Xenia, Lobophytum, Sarcophytum u. a.); das gleiche gilt auch für die Siphonozoide (Fig. 19) (Pratt 1905). Offenbar spielt die Intensität des einfallenden Lichtes bei der Verteilung eine ausschlaggebende Rolle. Denn in den dichteren Teilen der Kolonien fehlen die Symbionten nahezu ganz, das tiefergelegene Entoderm der Polypen und das

innere, die Polypen verbindende Kanalsystem sind frei davon, während in dem oberflächlichen, besonders reich ausgebildeten Teil desselben wieder zahlreiche Algen leben.

Überall liegt auch hier ein Teil der Algen frei im Lumen der Kanäle, in denen das Seewasser, von den Geißeln der Epithelzellen in Bewegung gehalten, mehr oder weniger schnell zirkuliert. Mit dieser Erklärung der Verteilung im Organismus stimmt überein, daß Hickson nach dem Vergleich vieler Alcyonarien zu dem Schluß kommt, daß ganz allgemein die Kolonien des seichten Wassers mehr Zooxanthellen enthalten als solche des tiefen (1894); und Pratt (1906) bemerkt ebenfalls, daß die mit Algen lebenden Arten zumeist im Seichten vorkommen, konnte aber auch andererseits konstatieren, daß sich noch in 24 bis 34 Faden Tiefe reichlich Algen finden können.

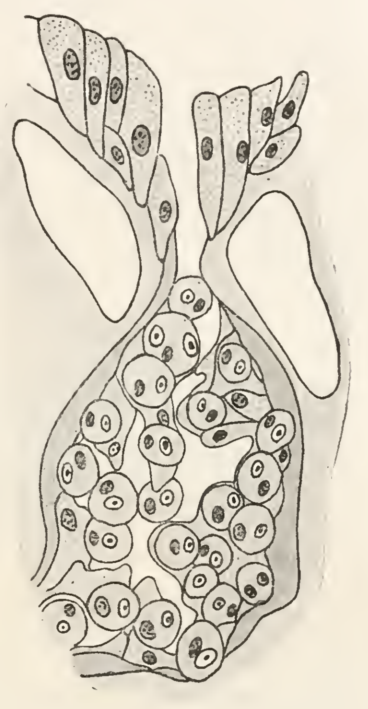


Fig. 19. Siphonozoid von Sclerophytum densum mit zahlreichen, die Entodermzellen deformierenden Zooxanthellen. Nach Pratt.

Überschaut man die Verbreitung bei den Alcyonarien, so fällt vor allem auf, daß sichtlich die Arten der tropischen Meere von den Algen bevorzugt werden, wo ein gesetzmäßiges Zusammenleben ganz allgemein zu sein scheint, daß aber die Alcyonarien der gemäßigten und kalten Meere, wie etwa die der englischen Küste und des Süd-Atlantik frei von Algen zu sein pflegen. Auch das häufige Alcyonium digitatum zum Beispiel gehört ja zu diesen.

Unter den vielen tropischen Formen aber ist die Massenentfaltung der Algen noch eine sehr verschiedene und man kann hierbei allmähliche Abstufungen feststellen. Pratt hat die interessante Entdeckung gemacht, daß Hand in Hand mit der Zunahme der Algen eine fortschreitende Rückbildung der für die Verdauung so bedeutsamen Mesanterialfilamente geht. Die Filamente von Lobophytum ähneln noch ziemlich den wohlentwickelten des algenfreien Alcyonium palmatum. Die Zooxanthellen sind entsprechend

nie zahlreich; bei Sarcophytum glaucum sind sie weniger entwickelt, die Zooxanthellen aber zahlreich; bei den Sclerophytum-Arten sind die Filamente äußerst rückgebildet, oder sie fehlen ganz,[1] die Algen aber sind ungewöhnlich massenhaft vorhanden. Das gleiche ist bei Alcyonium ceylonium der Fall. Auch den Xenia-Arten fehlen die Mesanterialfilamente völlig (Ashworth).[2]

Der Schluß liegt nahe, daß diese rückgebildet wurden, da sie die Polypen, auf Kosten der Algen lebend, nicht mehr benötigten. Auf das schönste gestützt wird diese Auffassung dadurch, daß in den Mägen der Polypen, die stark rückgebildete Mesenterialfilamente besitzen, sich nie geformte Nahrung, wie etwa bei Alcyonium palmatum, kleine Krebse und dergleichen, fand, während dies schon bei dem nur sehr wenige Zooxanthellen beherbergenden Lobophytum der Fall ist (Pratt). Pratt nimmt, da sie häufig halbverdaute Algen in dem Wirtstiere findet, an, daß diese zu einem guten Teil direkt von ihm aufgefressen werden. Besteht die Parallele zu Recht, so liegt also hier der merkwürdige Fall vor, daß im Zusammenhang mit der Symbiose sichtlich infolge Nichtgebrauches wichtige anatomische Veränderungen am Wirtstier auftreten.

Vergleicht man Schnitte durch die Septen von Arten mit vielen und mit wenigen Zooxanthellen, so wirkt es allerdings überzeugend, wie auf der einen Seite viele Drüsenzellen und vereinzelte Algen, auf der anderen Seite spärliche Drüsenzellen und zahlreiche Algen zu sehen sind (Fig. 20). Pratt geht so weit, auch die besondere Kleinheit der Polypen, die bei dem massenhaft Algen führenden Alcyonium ceylonicum auffällt, auf Kosten der Symbiose zu setzen.

Andererseits darf an dieser Stelle nicht verschwiegen werden, daß Hickson seine Ansicht dahin zusammenfaßt, daß die Zahl der Zooxanthellen im Cölenteron der Alcyoniden sehr variabel sei, derart, daß nicht nur die Kolonien der gleichen Art, sondern auch die einzelnen Polypen ein und derselben Kolonie recht verschieden viele aufweisen können. Jedenfalls handle es sich um ein Charakteristikum, das nicht zur Klassifikation verwendet werden dürfe (1894); und Krukenberg (1887) teilt mit, daß er die Xenien von Singapore grün, d. h. hier lediglich durch das tierische Antheagrün gefärbt und algenfrei gefunden habe, die im Kanal von

1) Immer nur die ventralen, allein verdauende Funktionen besitzenden.

2) Hier sollen allerdings nach einer Vermutung Ashworths Drüsenzellen des Schlundrohres ihre Rolle übernehmen.

Suakim aber braun, also infiziert. Ob es sich allerdings um die gleichen Arten handelte, ist nicht zu entnehmen.

Über Symbiose bei den übrigen Oktokorallien wissen wir, wie schon oben erwähnt, nicht sehr viel. Was die Gorgoniden anlangt, so ist die häufigste Form des Mittelmeeres, Gorgonia verrucosa Pall., ganz erfüllt von den stets im Entoderm hausenden gelben Zellen und kann infolgedessen den Polypen statt farblos bräunlich gefärbt erscheinen lassen. Auch das Epithel der Hoden und Ovarien ist nach Koch (1887) häufig ganz von ihnen durchsetzt. Der gleiche Autor meint, daß sie vielleicht schon manchmal den Eiern von den Muttertieren mitgegeben werden, jedenfalls finden sie sich schon ziemlich früh in den Larven. Nähere Beobachtungen liegen aber nicht vor.



Fig. 20. Querschnitt durch ein Mesenterialfilament von Sclerophytum capitale mit vielen Algen und wenigen Drüsenzellen. Nach Pratt.

Von einer anderen Form, Muricea chamaeleon v. Koch, gibt er noch an, daß er ein Exemplar getroffen habe, dessen beide Keimblätter ganz von gelben Zellen erfüllt waren. Hier handelte es sich also offenbar nur um ein sporadisches Auftreten.

Interessant ist, daß Gorgonia Cavolini, die ein lebhaft rotes Pigment führt, nie Algen besitzt; schon v. Koch vermutet, daß es sich hierbei um einen Schutz gegen die Algen, die er noch als Schmarotzer ansieht, handeln möge. Tatsächlich werden in der Folge von Aktinien Beobachtungen mitgeteilt werden, die ebenfalls darauf hindeuten, daß sich Symbionten und gewisse lebhaft rote Pigmente ausschließen.

Obwohl man in der älteren Pennatulidenliteratur von den klassischen Studien Köllikers (1872) an keine Angaben über Algensymbiose findet, und selbst neuere, sich histologischer Methoden bedienende Arbeiten, wie die von Balss (1910) oder Niedermeyer (1911), über diesen Punkt schweigen, darf man daraus nicht auf ein völliges Fehlen der Erscheinung in dieser reizvollen Gruppe

schließen, wenn sie auch nur sehr vereinzelt aufzutreten scheint. Die einzige Angabe, die mir bekannt geworden ist, stammt von Hickson, der 1916 ein Schnittbild von Virgularia Rumphii wiedergibt, dem zu entnehmen ist, daß hier in dem das komplizierte Kanalsystem auskleidenden Epithel Algen vorkommen, die er in der Figurenerklärung als Zoochlorellen bezeichnet, die aber wohl Zooxanthellen darstellen dürften.[1]

Ein Licht auf dieses seltene Vorkommen fällt vielleicht, wenn man bedenkt, wie außerordentlich häufig bei den Pennatuliden intensiv rote, gelbe und violette Farben sind, die Hickson als dem Skelet eingelagerte Lipochrome anspricht, und daß, wie sich bereits bei Gorgoniden und noch deutlicher im folgenden bei den Aktinien zeigen wird, derartige Farbstoffe und Zooxanthellen sich ausschließen.

Bezüglich der Tubiporaceen ist mir nur die Notiz Krukenbergs (1887) aufgestoßen, daß auch bei diesem Tier durch Alkoholextraktion eine typisches Chlorophyll führende Lösung gewonnen werden kann; was endlich die Helioporaceen anlangt, so muß Moseley (1881) entnommen werden, daß hier in den Zellen des Entoderms überall gelbe Zellen vorkommen (Heliopora coerulea Grimm), die kugelrunden Gebilde, die er abbildet und die sich hinter einer Membran in zwei und vier teilen, können nichts anderes bedeuten, wenn er selbst sie auch noch einfach als Entodermzellen beschreibt.

Symbiose bei den Hexakorallien

Bei den Aktinien sind symbiontische Algen wieder außerordentlich verbreitet, ohne jedoch auch hier zu einem generellen Charakteristikum der ganzen Gruppe zu werden. Wir unterscheiden unter ihnen drei große Ordnungen, die Aktiniarien (Seeanemonen), die Zoantharien und die Ceriantharien. Merkwürdigerweise scheinen im Gewebe der letzteren Algen stets zu fehlen. Cerianthus, Arachnactis, Botruenidifer usw. sind frei von ihnen; in den beiden ersteren Gruppen aber ist wohl weitaus der größere Teil der Arten mit ihnen behaftet. Da zum Studium der Aktiniensystematik notwendig histologische Präparate verwendet werden müssen, die über die Anordnung der Septen, der Muskulatur usf. Aufschluß geben, so finden sich in der betreffenden Literatur auch zahlreiche An-

1) Auch Pratt spricht merkwürdigerweise immer von Zoochlorellen, obwohl kein Zweifel darüber bestehen kann, daß es sich um Zooxanthellen handelt.

gaben über das Vorhandensein von Zooxanthellen. Zoochlorellen sind aber bis jetzt nirgends gefunden worden. Verhältnismäßig selten trifft man bestimmt lautende Nachrichten über das Fehlen der Inwohner. Wird bei der Beschreibung einer Art aber die Zooxanthellenfrage stillschweigend übergangen, so beweist dies natürlich noch nicht, daß die Tiere nicht in Symbiose leben. Die Liste von Arten, die sich weiter oben findet, bezieht sich auf solche, bei denen der Algen ausdrücklich Erwähnung getan wird, macht aber bei weitem nicht Anspruch auf Vollständigkeit; genauere Durchsicht der systematischen Literatur würde sie sicher beträchtlich anwachsen lassen, aber um einen Einblick in die Häufigkeit der Erscheinung zu gewähren, mag sie genügen.

Man kannte schon seit langem bei den Aktinien merkwürdige gelblich oder bräunlich pigmentierte Elemente des Entoderms, die man wie bei den Radiolarien und übrigen Cölenteraten „gelbe Zellen" nannte, und als zum tierischen Gewebe gehörige drüsige Bestandteile derselben ansah; ob ihres manchmal massenhaften Auftretens können sie wie bei den Oktokorallen einen Einfluß auf die Färbung gewinnen. 1879 konnten die Brüder Hertwig, nachdem man sich eben über die wahre Natur der gelben Zellen bei den Radiolarien klar geworden war, in ihrer Untersuchung über den Bau der Aktinien den Nachweis führen, daß es sich auch hier um selbständige Lebewesen handle, indem sie vor allem ein Weiterleben der Gebilde außerhalb des Organismus konstatierten, ihre Zweiteilung innerhalb einer schwache Cellulosereaktion ergebenden Membran beobachteten und genaue Nachricht über den Sitz der Algen innerhalb der Epithelzellen des Wirtes geben konnten.

Eine Aktinie setzt sich zusammen aus einer Mundscheibe, in deren Mitte sich ein ektodermaler Schlund einsenkt und die von den ungefiederten Tentakeln umstellt ist, einer gegenüberliegenden Fußscheibe, mit der das Tier festsitzt, und einem seitlich begrenzenden Mauerblatt, von dem Septen in den zentralen, vom Entoderm ausgekleideten Magenraum vorspringen. In ihrer oberen Region sind sie mit dem Schlundrohr verwachsen, im unteren Teil dagegen frei. Hier tragen sie wie bei den Oktokorallen am Rande Mesenterialfilamente und seitlich unter Umständen mächtig entwickelte muskulöse Wülste. Die Tentakeln sind hohl, stehen mit den Taschen des Magens in Verbindung und sind natürlich auch mit Entoderm versehen. Zwischen die beiden Keimblätter schiebt sich wiederum noch eine mittlere, mehr oder

weniger mächtige Schicht ein, das von vereinzelten Zellen und Fibrillen durchsetzte Mesoderm (Stützlamelle). Während es bei den Aktiniaceen und Cerianthaceen zumeist eine kompakte Masse bildet, wird diese Zone bei den Zoanthaceen von einem eigentümlichen Kanalsystem durchsetzt, zu dessen Bildung wahrscheinlich beide Keimblätter beitragen. Die Hohlräume nehmen, ohne etwa mit der Außenwelt zu kommunizieren, am Ektoderm ihren Ursprung und ziehen in vornehmlich radiärer Richtung nach dem Entoderm zu, mit dem sich unter Umständen ein direkter Zusammenhang nachweisen läßt, anastomosieren und verästeln sich aber vorher in mannigfacher Weise. Bei manchen Zoanthaceen kommt hierzu noch ein besonders betontes Ringsinussystem, das sich über das ganze Mauerblatt erstreckt und ebenfalls durch radiäre Kanäle mit dem Ektoderm zusammenhängt.



Fig. 21. Isolierte Entodermzellen von Aktinien mit Zooxanthellen. Nach O. u. R. Hertwig.

Der Sitz der Algen ist nun in der Regel ausschließlich das Entoderm (Fig. 21); hier aber sind in der Verteilung mehr oder weniger große Unterschiede bemerkbar. Von einer Reihe von Formen wird berichtet, daß die Zooxanthellen überall in Mengen vorkommen, sowohl im Entoderm der Septen und Mesenterialfilamente als auch der Tentakeln. Die geißeltragenden Entodermzellen sind zugleich, wie die Ektodermzellen, sogenannte Epithelmuskelzellen, die an ihrer Basis einen besonders lang ausgezogenen, kontraktile Fibrillen führenden Abschnitt tragen. Isoliert man solche Zellen, so sind sie bei Anwesenheit weniger Algen in ihrer Form kaum irritiert, mit vielen vollgepfropft aber verlieren sie gänzlich ihre typische Gestalt und lassen im Verbande des Gewebes kaum mehr die Zellgrenzen erkennen.

In den Mesenterialfilamenten nehmen sie vornehmlich eine scharf begrenzte Zone ein, indem hier besondere „Zooxanthellenstreifen" gebildet werden. Bei Adamsia diaphana z. B. (Fig. 22) kann man je nach der Region des Septums im apikalen Bereich einen einfacher gebauten vornehmlich drüsigen Rand und daran anschließend einen komplizierten Wulst unterscheiden, der drei Flügel entwickelt, zwei seitliche, tief eingeschnürte und einen Mittelflügel. Das freie Ende des letzteren stellt die Fortsetzung des Drüsenstreifens dar, beiderseits aber begrenzt ihn nun je ein

Streifen, der aus sehr hohen Epithelzellen zusammengesetzt ist, und diese sind völlig ausgefüllt von Zooxanthellen. In den Winkeln, die zwischen Mittel- und Seitenflügel folgen, entstehen die Geschlechtsprodukte, die Seitenflügel selbst stellen mächtige Flimmerstreifen dar, gegen die sich hinten noch jederseits scharf ein vakuolisierter Streif absetzt (K. C. Schneider 1902). Ein derartig eng umschriebenes Wohngebiet der Algen ist insofern von besonderem Interesse, weil man darin die erste Andeutung eines selbständigen Algenorganes erblicken kann.

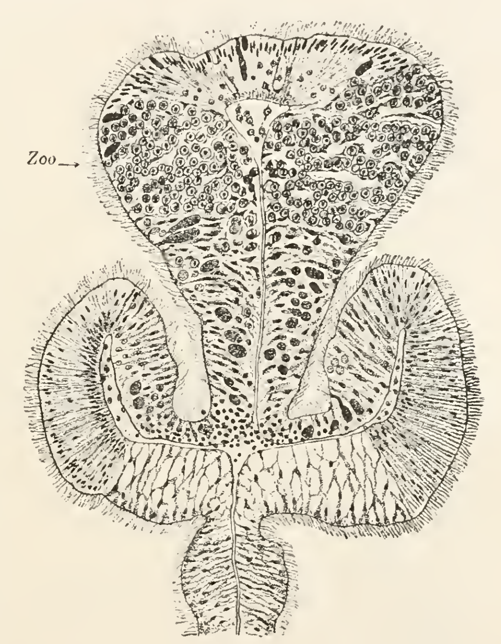


Fig. 22. Querschnitt durch ein Septum von Adamsia. Nach K. C. Schneider.

Unter Umständen werden auch die Tentakeln besonders bevorzugt (z. B. bei Rhodactis sancti-thomae, nach McMurrich 1889) oder sie sind gänzlich frei davon, wie bei Aiptasia leiodactyla nach Pax. Bei den Hydroidpolypen haben wir ja auch derartige spezielle Vorliebe oder Abneigung gegen die Tentakeln kennen gelernt. Andere Arten wieder bilden keine Zoöxanthellenstreifen an den Mesenterialfilamenten aus, obwohl sie sonst das Entoderm davon durchsetzt haben. Das scheint vornehmlich bei den Zoanthaceen der Fall zu sein, z. B. bei Zoanthus sociatus Ellis (nach Pax), bei dem übrigens auch sonst die Mesenterialfilamente etwas abweichend gebaut sind. Im eigentlichen dünnen Septum dagegen, das das Mauerblatt und das Filament verbindet, liegen auch hier die Algen in Menge.

Wenn man jedoch vielfach liest, daß die Symbionten der Aktinien völlig auf das Entoderm beschränkt sind, so ist das irrig.[1] Es ist bei mehreren Arten bereits ein Auftreten der Zoo-

1) Auch der Verfasser hat in den Symbiontenstudien I auf Seite 107 diese Ungenauigkeit leider weitergegeben.

xanthellen im Ektoderm festgestellt worden und zwar nicht als gelegentliches Vorkommnis, wie es uns schon bei den Hydroiden begegnete, sondern als typisches Verhalten. Mitglieder der Aktiniaceen wie der Zoanthaceen sind hier zu nennen. Pax (1910) berichtet von Asteractis conchilega, daß er im Ektoderm ihrer Tentakeln reichlich Zooxanthellen gefunden hat und daß Ricordea florida das Ektoderm sowie das Entoderm im Bereich der Septen und der Mundscheibe mit ihnen angefüllt hat. Ferner kommt bei Zoanthus zu dem oben schon erwähnten Auftreten im Entoderm noch ein solches im Ektoderm und auch bei Isaurus tuberculatus ist diese ganze Zellschicht geradezu vollgepfropft von Algen. Das den Körper bedeckende Epithel ist hier so eigentümlich gebaut, daß wir ihm noch einige Worte widmen müssen. Die die Mesogloea der Zoanthaceen durchsetzenden ektodermalen Kanäle haben wir schon kurz beschrieben; sie sind, wo das Ektoderm infiziert ist, ebenfalls behaftet. Das oberflächliche Epithel aber wird hier durch die Mesogloea, die sich in regelmäßigen Abständen zwischen die Epithelzellen durchdrängt, um sich mit der mächtigen Cuticula zu vereinigen, in einzelne scharf gesonderte und nach innen zu sich tief vorwölbende Zellnester geschieden. Diese aber enthalten außer zahlreichen Nesselkapseln sehr viele Zooxanthellen, was vor allem auf oberflächlichen Schnitten ein äußerst charakteristisches Bild liefert (Pax 1910, 1914).

Wenn auch im allgemeinen das Zusammenleben der Aktinien und der Algen ein sehr konstantes ist, so kommen doch gelegentlich Unregelmäßigkeiten vor. Keineswegs handelt es sich bei der Symbiose um ein Charakteristikum der Gattung. Actinia mesembryanthemum z. B. birgt nach Hertwig keine Algen, Actinia aurantiaca besitzt sie. Bei Aiptasia diaphana und anderen Arten kann man regelmäßig algenreiche braungefärbte und nahezu algenfreie ungefärbte Individuen unterscheiden. Im Entoderm von Sargatia parasitica fanden sich die Zooxanthellen nur hie und da (Gebr. Hertwig). Auch bei Aiptasia annulata, die stets algenhaltig ist, fand McMurrich einmal ein Exemplar, in dem sie scheinbar völlig fehlten, und Krukenberg sah einmal in Triest eine schneeweiße Anemonia sulcata.

Außerdem nimmt, wie dies bei den Alcyonarien der Fall ist, mit zunehmender Meerestiefe ganz allgemein die Zahl der Algen ab, für die die geringe Intensität des einfallenden Lichtes immer ungünstigere Bedingungen mit sich bringt. Hand in Hand damit

ändert sich natürlich die Färbung der Tiere. In seichten Regionen wird unter Umständen ihre eigentliche Färbung durch den pflanzlichen Farbstoff völlig zugedeckt, mit Abnahme der Algenmenge kommt dann die tierische Farbe immer mehr zum Durchbruch, bis in größeren Tiefen diese allein in die Erscheinung tritt. „Die Färbung vieler Aktinien ist daher bis zu einem gewissen Grade nur eine Funktion der Lichtintensität" (Pax 1914).

Einige dieser tierischen Farbstoffe sind etwas genauer untersucht worden (Krukenberg 1882); Hämatin, Hämatoporphyrin, Aktiniochrom, Purpuridin sind nachgewiesen worden. Merkwürdigerweise läßt sich nun beobachten, daß sich das Vorhandensein von Purpuridin und gelben Zellen stets ausschließt. Wir haben schon bei Gorgonia gesehen, daß die farblose verrucosa Algen besitzt, die intensiv orangefarbene cavolini aber keine, und auf das Zusammentreffen der vorwiegend gelben und roten Färbung der Pennatuliden mit offenbarer Seltenheit der Symbionten hingewiesen. Daß für Aktinien ganz Ähnliches gilt, konnte Krukenberg dartun. Die häufige Actinia equina ist durch Farbstoffe der Hämatinreihe und durch Purpuridin lebhaft rot gefärbt, und es fehlen ihr im Gegensatz zu den meisten ihrer näheren Verwandten die pflanzlichen Einwohner. Die gelbe Condylactis aurantiaca besitzt im Entoderm des Mauerblattes zahlreiche Algen; die forma rubra, die rot gefärbt ist, ist algenfrei. Im Cerianthus, der stets algenfrei bleibt, findet sich ebenfalls Purpuridin, und das völlige Fehlen einer Algensymbiose in der ganzen Gruppe der Ceriantharien, das wir schon eingangs berührten, wird wohl so seine Erklärung finden. Auch Actinia mesembryanthemum enthält einen ganz identischen Farbstoff und ist algenfrei. Brandt (1883) meint, daß dieses Zusammentreffen dadurch genügend erklärt würde, daß in den roten Formen die Algen nicht genügend Licht fänden. Es scheint mir aber doch auch noch die Möglichkeit zu bestehen, daß es sich um Ursachen handelt, die in dem Chemismus der roten Stoffe begründet sind. Auch von Actinoporus elegans Duch. gibt Duerden an, daß sich an Stelle der Zooxanthellen braune Pigmentgranula finden. Wenn bei Aktinien eine gelbgrüne oder grünliche Färbung auftritt, so muß diese keineswegs stets und ausschließlich auf das Chlorophyll oder Xanthophyll der Algen zurückzuführen sein, wie das Hertwig z. B. für Anthea cereus annahm. Die grüne Farbe der Tentakeln beruht nach Krukenberg, der hier die Extrakte geprüft, auf einem tierischen Farbstoff, der allerdings auch lebhaft grün ist und in

alkoholischer Lösung rot fluoresziert, während das Extrakt des übrigen Körpers die spektroskopischen Eigenschaften des Chlorophylls besitzt[1] (1882).

Über die Algensymbiose bei den übrigen Gruppen der Hexakorallien ist relativ wenig bekannt, aber sie ist deshalb offenbar doch nicht minder häufig. Die von einem zentralen hornartigen Achsenskelet zusammengehaltenen Kolonien der Antipatharien enthalten vielfach gelbe Zellen, fast stets wiederum auf das Entoderm beschränkt.[2] Bei van Pesch (1904) finden sich mehrere dahingehende Angaben. Eucirripathes contorta v. Pesch zeigt zahlreiche Algen im Entoderm der Septen nächst den Mesenterialfilamenten, Euc. spiralis var. striata v. Pesch im Entoderm der Tentakeln wie des Körpers braune, Hillopathes ramosa v. Pesch massenhaft farblose Algen, ähnlich Stichopathes saccula v. Pesch. Pax bemerkt zu diesen Angaben, daß er im Gegensatz zu van Pesch im Bereich der Mesenterialfilamente nie Zooxanthellen bemerkt habe, macht aber sonst in seiner zusammenfassenden Darstellung leider keine genaueren Mitteilungen. Nicht allzuselten erobern sich aber auch hier die gelben Zellen den Bereich des Ektoderms. Von Eucirripathes anguina Dana hören wir, daß nicht nur das Entoderm an zahlreichen Zellen des Körpers von Algen mit 7—10 μ Durchmesser bewohnt wird, sondern auch das Ektoderm der Körperwandung Algen von nur 3 μ Durchmesser enthält. Bei Stichopathes gracilis Gray. kommen ebenfalls zu den Symbionten des Entoderms nicht weniger zahlreiche im Ektoderm des Pharynx, St. variabilis v. Pesch unterscheidet sich insofern, als hier das Entoderm nur ganz spärlich durchsetzt ist, das Ektoderm der Tentakeln, am Mund und den Körperwandungen aber reichlicher.

Dürftiger noch sind unsere Kenntnisse über die gelben Zellen bei den Sklerodermen. Zunächst liegen hier Studien Krukenbergs über die Farben der lebenden Korallen vor, aus denen wir einiges entnehmen können, was uns hier interessiert. Er hat jedoch lediglich Extrakte untersucht und den morphologischen Nachweis

---

1) Wenn Krukenberg die Hertwigschen Beweise für die Algennatur nicht für stichhaltig hielt, weil „aus mikroskopischen Bildern an toten Objekten sich keine ihrer früheren Lebensfunktionen erschließen läßt“, so ist er, abgesehen davon, daß die Brüder Hertwig auch gerade Befunde am lebenden Objekt anführen konnten, sehr im Irrtum.

2) Brook macht nur eine unzulängliche diesbezügliche Angabe im Challenger Report.

nicht für nötig gehalten. Er prüfte im Roten Meer eine große Anzahl Korallen, sie sind in unserer oben mitgeteilten Liste aufgeführt, und fand, daß sich bei allen als erstes Alkoholextrakt die gelbbraune Farbe der Zooxanthellen fand, das ganz die Beschaffenheit wie bei den Aktinien hatte. Daneben kommen einige andere Farbstoffe vor, die aber zumeist erst bei längerer Extraktion auftreten, so vor allem das uns schon bekannte Anthea-Grün, das dann die zunächst gelbe Lösung ergrünen läßt. Die quantitativen Schwankungen beider Farben bedingen das Variieren der Arten von grün zu braun und gelb. Hier sind also gerade grüne Tiere algenarm! So erklärt es sich, wenn z. B. Hydrophora rigida Dana in Singapore grün und anderweitig plötzlich rein gelb ist; die Dinge liegen also hier ganz ähnlich wie bei den Aktinien, Oktokorallen und den verschieden gefärbten Scyphomedusen.

Histologische Angaben kenne ich bezüglich Madrepora und Fungia. Bei Madrepora Durvillei Miln.-Edw. et Haime liegen die Zooxanthellen vornehmlich in dem unter der Oberfläche sich ausbreitenden entodermalen Hohlraumsystem, aber auch im Entoderm des Polypen selbst, und zwar in eigentümlichen, durch besonders hohe Epithelzellen bedingten, jederseits sich vorwölbenden Verdickungen. Von Fungia teilt uns Bourne (1886) mit, daß er die Symbionten an vielen Stellen, besonders aber in der Gegend der Insertion der Septen, also wieder mehr oberflächenwärts, in solchen Mengen im Entoderm fand, daß dieses auf den ersten Blick vielschichtig erschien.

Die Untersuchung Duerdins (1902), in der Angaben über Algen im Madreporaria gemacht werden, war mir nicht zugänglich.

β) Übertragungsweise und Embryonalentwicklung

Über die Art der Übertragung sind wir bei den Anthozoen nur schlecht unterrichtet. Nirgends, weder bei einer Alcyonacee etwa oder einer Aktinie wurde ein Eindringen der Algen in das Ei beobachtet, obwohl die heranwachsenden Eier des öfteren genauer untersucht wurden. Wir müssen also annehmen, daß hier durchweg erst die Larvenstadien (Planulae) oder die eben festsitzenden jungen Polypen die Algen aufnehmen; letzteres erscheint als das Wahrscheinlichere; die Aktinien verhalten sich dann wie die Scyphopolypen und einige unter den Hydroidpolypen. Wie dort, so werden vielleicht auch hier chemotaktische Wechselbeziehungen und die Gewohnheit der Entodermzellen, mittels amö-

beider Fortsätze Nahrungspartikelchen aufzunehmen, den Vorgang erleichtern. Ob Algen, die im Ektoderm leben, auf dem Wege des Magens aufgenommen werden und die Stützlamelle passieren oder unmittelbar von den freien Enden der Epithelzellen, wissen wir auch nicht. Die Angaben von Kochs, wonach vielleicht bei Gorgonia schon Eier infiziert werden und sich jedenfalls die Algen schon recht früh in den Larven finden, bedarf einer Nachprüfung. Bei der ganzen Sachlage ist es ja sehr wohl möglich, daß da oder dort, ähnlich wie bei Hydroidpolypen in weiterem Umfange, die Beziehungen zwischen Wirt und Pflanze innigere geworden sind. Einzelheiten über das Verhalten der Inwohner bei den späteren entwicklungsgeschichtlichen Prozessen, während deren sie ja wohl schon anwesend sind, also etwa Infektionsweise neu sprossender Tentakeln oder Septen u. dgl. sind nicht bekannt geworden.

e) Symbiose bei Ctenophoren

Unsere Kenntnis über Zooxanthellen bei Ctenophoren ist sehr spärlich. Mir liegen nur die Angaben Chuns vor, nach denen in den Meridionalgefäßen von Euchlora rubra Köll. und in den Geschlechtsdrüsen sehr häufig gelbe Zellen zu finden sind (1880), und die von seiten Moseleys (1882) eine Bestätigung gefunden haben.

7. Bau und Verhalten der symbiontischen Algen

Wir sind bisher wenig auf die Einzelheiten im Bau der Zoochlorellen und Zooxanthellen eingegangen und haben vollends die Frage nach ihrer systematischen Stellung ganz unberücksichtigt gelassen. Dies sei nun nachgeholt. Wenn auf diesem Gebiet auch noch sehr viel zu tun bleibt, so sind wir doch heute wenigstens in der Lage, in großen Umrissen dieses Kapitel zu umschreiben. Vor allem hat sich ergeben, daß die schlechthin nach der Farbe charakterisierten Zoochlorellen und Zooxanthellen tatsächlich in keiner näheren verwandtschaftlichen Beziehung stehen. Die grünen Algen der Süßwassertiere und der meisten marinen Tiere sind in die Gruppe der Protococcaceen zu stellen und fügen sich in dieser wieder unter die Scenedesmaceen nach der Umgrenzung, die ihnen Oltmanns (1904) gegeben, ein.[1] Sie stellen kleine rundliche

1) Geza Entz (1876) nahm an, daß die Zoochlorellen ein und desselben Individuums in den Entwicklungskreis der verschiedensten Algen gehören, und glaubte feststellen zu können, daß sich aus ihnen, wenn man sie befreit, Palmella-,

Zellen von 1,5—10 μ Durchmesser dar, die ein großes glockenförmiges, lebhaft grünes Chromatophor, ein diesem aufsitzendes Pyrenoid, einige kleine Stärkekörnchen und einen dem spärlichen hyalinen Protoplasma eingelagerten Kern besitzen (Brandt 1882, Famintzin 1891, Dangeard 1900, Svedelius 1907). Die Vermehrung geht innerhalb der sie umhüllenden Cellulosemembran vor sich, die als von gallertähnlicher Beschaffenheit von Famintzin geschildert wird, und kann zu einer Zweiteilung oder zu weiterem Zerfall in vier Zellen führen, die dann erst die mütterliche Membran verlassen. Unter Umständen kommt es sogar zur Bildung von 8, ja 16 Zerfallsprodukten (in Stentor nach Famintzin) (Fig. 23). Eingeleitet wird die Teilung durch eine Zerschnürung des Pyrenoids, dessen Teilprodukte sich auf dem nun länglich werdenden Chromatophor auseinanderbewegen; hierauf folgt die Halbierung des Chromatophors und dann erst rückt der Kern zwischen die Pyrenoide und teilt sich ebenfalls; den Abschluß stellt die Bildung einer Querwand zwischen den Teilprodukten dar (Fig. 24) (Svedelius, Dangeard). Zerfall in acht und mehr Teilprodukte ist in symbiontisch lebenden Zuständen als Seltenheit zu betrachten; interessanterweise kann die Vermehrung in ein und demselben Wirt an verschiedenen Stellen unter einem verschiedenen Bilde ablaufen. Bei der merkwürdigen, früher besprochenen grünen Tubularide, Myrionema, kommt in den Tentakeln und im Hypostom nur Zweiteilung vor, in den eigentümlichen Lappen aber, die vom Mundkegel in den Gastralraum hängen, findet Svedelius (1907) Zerfall in acht Sprößlinge, die auch nach dem Platzen der Hülle gern noch eine Weile miteinander zusammenhängen und allmählich wieder zur Ausgangsgröße heranwachsen.



Fig. 23. Zoochlorellen von Hydra, z. T. in Vermehrung. Nach Hamann.



Fig. 24. Zoochlorellen von Myriothela, in Teilung. Nach Svedelius.

Tetraspora-, Pleurococcus-, Rhaphidium-, Scenedesmus-Arten entwickelten. Selbst Euglenen und Chlamydomonaden sollen daraus hervorgehen. Hier lag zweifellos ein Irrtum vor, dadurch veranlaßt, daß verschlungene Organismen, rechtzeitig befreit, weiterlebten, zum Teil wohl auch das Wasser verunreinigt war. Klebs (1885) und Beijerinck (1890) haben daher auch alsbald Stellung dagegen genommen und auf die wahrscheinlichen Fehlerquellen hingewiesen.

Ein Verdienst um die Kenntnis der Zoochlorellen hat sich Beijerinck erworben, als er 1890 eine im Süßwasser wie im salzigen Wasser frei vorkommende Alge entdeckte und genauer beschrieb, der er den Namen Chlorella vulgaris gab, und die mit den Zoochlorellen Brandts außerordentliche Ähnlichkeit besitzt. Diese häufige Form hat eine ganz ähnliche Gestalt, das charakteristische Chromatophor und die Vermehrungsweise ist die gleiche. Nie zeigte sie geißeltragende Zustände. Er kommt zur Überzeugung, daß auch die symbiontischen grünen Algen in die Gattung Chlorella gehören und ist der Meinung, daß die freilebende Chlorella vulgaris Beijer. die Stammform darstellt, von der mehrere zur intrazellularen Symbiose übergegangene Arten abzuleiten sind. Denn daß die verschiedenen Zoochlorellen nicht einer Art angehören, darin stimmt er mit Brandt überein, der bereits eine Zoochlorella parasitica, in Spongien lebend, und eine Zoochlorella conductrix, in Hydren und Ciliaten wohnend, aufgestellt hatte. Dafür, daß sie nicht mit seiner Chlorella vulgaris identisch sind, führt er den vergeblichen Versuch an, solche in farblose Stentor polymorphus zu verpflanzen; die Algen wurden in ihnen, zu Ballen vereint, in Nahrungsvakuolen eingeschlossen und verdaut.

Beijerinck bemühte sich, seine Auffassung auch dadurch zu erhärten, daß er symbiontische Chlorellen im Freien zu züchten versuchte. Diese Experimente stießen aber auf große Schwierigkeiten und schlugen allemal fehl, obwohl die verschiedensten Nährböden versucht und die an Chlorella vulgaris gemachten Erfahrungen verwertet worden waren. Schließlich glückte ihm, so teilt er in einer Fußnote mit, eine Kultur in Grabenwassergelatine; aber nicht lange darauf stellt er selbst diesen Erfolg wieder in Frage (1893) und hält es für wohl möglich, daß hier von den Stentoren aufgenommene, aber noch nicht verdaute Chlorellen Ausgangspunkt gewesen sein könnten. Daß tatsächlich die Zoochlorellen auch freilebende Zustände durchlaufen, daran kann ja nach allem früher Mitgeteilten nicht der geringste Zweifel sein; man erinnere sich daran, daß an einer Lokalität plötzlich alle Tiere farblos werden oder, wenn sie starben, gleichzeitig das Plankton von denselben Algen wimmelte, daß unter grüne Tiere versetzte farblose Individuen sich nach wenigen Tagen infizieren, daß die Gemmulae der Spongien keine Algen mit sich nehmen usw. Auch war Famintzin (1891) glücklicher als Beijerinck, als er die Symbionten von Paramaecium bursaria und Stentor polymorphus in geringen Mengen

anorganischer Salzlösungen unter dem Deckgläschen züchtete und dabei genauer die Vermehrung der einzelnen Algen verfolgen konnte, und Hadzi (1906) vermochte ebenfalls Erfolge verzeichnen, als er ein dünnflüssiges Agar-Präparat anwandte. Nach einigen Wochen degenerierten sie allerdings hierin.

Die spezielle Systematik der symbiontischen Chlorellen liegt noch ganz im argen. Nachdem man die Chlorella vulgaris Beijer. als einen sehr verbreiteten Organismus erkannt hatte, entdeckte man noch weitere Chlorella-Arten, Krüger eine Chl. protothecoides (1894), Chick eine Chl. pyrenoidosa (1903), Beijerinck eine Chl. variegata (1904) und Artari eine Chl. communis (1906). Das alles sind jedoch Formen, die sich morphologisch völlig gleichen, ernährungsphysiologisch und biologisch aber sich in gesetzmäßiger Weise scheiden lassen, sei es durch ihr Verhalten gegenüber den einzelnen N- und C-Quellen, oder durch ihr verschiedenes Vermögen der Chlorophyllbildung. Artari (1902) und Grintzesco (1903) haben den Einfluß verschiedener Nährstoffe auf die Chlorella vulgaris genauer studiert und dabei hat sich vor allem auch gezeigt, daß dieser sich in der Teilungsweise und in der Größenentfaltung bemerkbar macht. Nach Grintzesco zerfallen die Algen unter ungünstigen Bedingungen in zwei Tochterzellen, bei reichlicher Nahrung treten dafür Teilungen in vier oder acht Zellen ein. Diese Feststellung wirft Licht auf die eigentümlichen regionären Unterschiede in der Teilung der Symbionten bei Myrionema; in den Tentakeln liegen offenbar für die hier dichtgedrängten Inwohner schlechte Bedingungen, in den Magenwülsten günstige vor. Auch dürfen wir Größenverhältnisse nur mit Vorsicht als Artkriterium benutzen und Famintzins Chlorella maxima, die er, 12 μ im Durchmesser betragend, in manchen Infusorien fand, dürfte kaum eine eigene Art sein. Es ist also sehr wohl möglich, daß all diese Chlorella-Arten einschließlich der symbiontischen nur Rassen der Chlorella vulgaris sind, die sich vor allem in physiologischer Hinsicht voneinander unterscheiden. Eine Antwort darauf können nur sorgfältigste vergleichende Zuchtversuche der verschiedenen Hydra-, Ciliaten-, Spongien-, Foraminiferensymbionten geben, die die physiologischen Charaktere derselben und ihre eventuelle Erblichkeit oder Umstimmbarkeit sowie ihre Immunität den verdauenden Säften der einzelnen Algenwirte gegenüber prüfen. Auf solche Weise würde vielleicht auch einiges Licht auf eigentümliche Momente in ihrem Verhalten fallen, denen wir früher begegneten, wie auf die regel-

mäßig zum Ausdruck kommende, für die betreffende Kombination jeweil streng festgelegte Antipathie der Algen gegen gewisse Regionen des Wirtes. Verirrten sich diese einmal in Teile des Tieres, in denen sie für gewöhnlich nicht leben, so gehen sie in diesen zugrunde; und Regionen, die von einer Alge gemieden werden, werden von einer anderen bevorzugt. Auch Schwierigkeiten, die einem restlosen Verständnis der Eiinfektionen noch entgegenstehen, könnten vielleicht auf diesem Wege behoben werden.

Welche Faktoren es sind, die die Immunität der Symbionten zu gewissen Zeiten ganz oder teilweise aufheben, wissen wir auch nicht. Einmal ist dies offensichtlich der Fall, wenn die Algen geschädigt werden, wie etwa bei mangelnder Belichtung; gegen solche sind aber die Chlorellen in den verschiedenen Wirten verschieden widerstandsfähig. Protozoen ließen sich zumeist leicht farblos machen, bei Hydra viridis geht früher das Tier zugrunde als die Algen (Hadzi 1906). Interessante Versuche stellte Withney (1907) über das Verhalten der Hydrasymbionten gegenüber Glycerin an. In 0,5—1,5 % Glycerin verliert Hydra viridis ihre Farbe, die Symbionten verlassen das Entoderm und werden aus dem Magen ausgestoßen; im Glycerin gehen sie dann zugrunde. Auf die Art entstanden völlig farblose Hydren, die ungefüttert noch 17 Tage lebten, gefüttert aber Monate lang aufs schönste gediehen und in der gewohnten Häufigkeit Knospen bildeten. Merkwürdigerweise wurden sie in ein Aquarium, in dem viele grüne Hydren waren, versetzt, nicht neu infiziert.

Während die in Myriothela lebenden grünen Algen unzweifelhafte Chlorellen sind, dürfen wir die von Müller-Calé und Krüger in Sertularella polyzonias beschriebenen nicht als solche bezeichnen (1913). Die Autoren schildern sie als außerordentlich variabel in Größe, Gestalt und Aussehen. Die jüngsten Stadien stellen kleine Kugeln dar, deren Wandung von zahlreichen polygonal gegeneinander abgeflachten grünen Chromatophoren eingenommen wird. Mit zunehmendem Wachstum werden diese weit auseinandergedrängt und erhalten eine ovale Gestalt (Fig. 25). Auch der Kern, der nun deutlich wird, ist ganz anders gebaut als bei einer Chlorella, wenn er als ein relativ stattliches Bläschen mit reichlichem achromatischen Gerüst beschrieben wird. Zwischen die Epithelzellen eingezwängt nehmen diese Algen alle erdenklichen Formen an. Wohin dieselben im System zu stellen sind, bleibt vorläufig noch offen. Auf alle Fälle dürften Müller-Calé und Krüger sie nicht

als Chlorellen bezeichnen, von denen sie sich ja auch, von all den morphologischen Charakteren abgesehen, durch die bei keiner Chlorella vorkommende Lebensweise unterscheiden. H. C. Müller (1914) ist übrigens der Meinung, daß es sich hier gar nicht um Algen handelt, sondern um tierische Produkte noch ungeklärter Art, eine Annahme, der ich mich jedoch nicht anschließen kann.

Die systematische Stellung der Zooxanthellen wurde später erkannt als die der Zoochlorellen; nach allem, was wir wissen, dürfen wir auch sie als eine Einheit betrachten, die Artunterschiede innerhalb derselben aber sind viel deutlicher ausgeprägt. Schon was die Färbung betrifft, so stehen dem hellen Grün der Chlorella hier ein lichtes Schwefefelgelb, Braun, Rotbraun, Braunviolett bis Violett und Grünlichgelb gegenüber und diese Töne sind für die

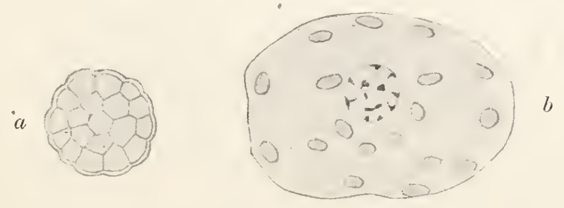


Fig. 25. Grüne Algen im Ektoderm von Sertularella polyzonias: *a*) jung, *b*) ausgewachsen. Nach Müller-Calé und Krüger.

einzelnen Symbionten jeweils konstant; so trifft man das helle Gelb bei Radiolarien und Siphonophoren, die braune und violette Färbung bei Anthozoen und letztere besonders auch bei Spongien, den ausgesprochenen Stich in das Grünliche aber bei manchen Radiolarien und gelegentlich bei Rhizostoma. Die Algen bei Peneroplis sind schön rostbraun, die von Orbitolites hellgelb. Gebunden ist die Farbe nicht an ein glockenförmiges, den größten Teil der Zelle einnehmendes Chromatophor, sondern sie ist ziemlich verschieden lokalisiert. Früher neigte man dazu, eine diffuse Färbung des Protoplasmas anzunehmen (Häckel, 1870), aber wo die Algen genauer geprüft wurden, ergab sich fast stets das Gegenteil. Entweder sind deutlich zahlreiche peripher angeordnete Farbplatten zu erkennen, wie sie z. B. Müller-Calé und Krüger bei Aglaophenia-Symbionten beschrieben (Fig. 26), und schon Moseley (1881) und Brandt (1883) als bei Anthozoen, Milleporiden und Acanthometren vorhanden angaben, oder man gewinnt den Eindruck, daß eine zusammenhängende wandständige Zone vor-

wiegend gefärbt ist. Die Symbionten von Peneroplis führen zwei schalenförmige periphere Chromatophoren (Schaudinn). Bei Peneroplis läßt ein derartiges Chromatophor noch beträchtliches peripheres Plasma frei, umhüllt aber auch den Kern und das zentrale Protoplasma, das offenkundig nie gefärbt ist. Hadzi (1911) will bei den in Halecium lebenden Algen kein begrenztes Chromatophor, sondern eine diffuse Durchtränkung des gesamten, aber doch nur oberflächlichen Plasmas annehmen. Stellt man alkoholische Extrakte der Algenfarbstoffe her, so löst sich zuerst lediglich der gelbe oder braune Stoff und die Algen erscheinen nach etwa halbstündiger Einwirkung schön grün gefärbt. Das Chorophyll geht erst nach 1 bis 2 Tagen ganz in den Alkohol über und dieser wird, wenn man ihn vorher gewechselt, nun lebhaft grün gefärbt. Das erste

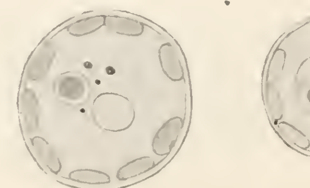



Fig. 26. Zooxanthellen von Aglaophenia helleri.
Nach Müller-Calé und Krüger.

Extrakt fluoresziert nur schwach, das zweite stark (Brandt, 1883; Krukenberg, 1882; Mc Munn, 1887). Es liegen also wie bei anderen nicht grünen Algen zwei innig gemengte Farbstoffe vor; bei Peneroplis wird, wie wir früher sahen, der das Grün verdeckende unter Umständen gar nicht gebildet. Weit verbreitet, wenn nicht stets vorhanden, sind in den Xanthellen Pyrenoide. Bei dem Aglaophenia helleri-Symbionten liegt in jeder Alge dicht neben dem zentralen Kern ein solches, das schon im Leben eine deutliche Schichtung zeigt und damit die um dasselbe sich ablagernde Stärke erkennen läßt. Bei Jodbehandlung gibt die äußerste Zone die typische tiefblaue Reaktion, die mittlere eine rötliche und das Zentrum bleibt farblos. Hadzi findet in den Haleciumbewohnern und Mangan in denen von Millepora ganz ähnliche Verhältnisse. Brandt (1883) beobachtete bei einer ganzen Reihe von Objekten (Aktinien, Gorgonia und anderen Anthozoen) ebenfalls ein einziges hohlkugeliges Stärkekorn mit wechselnd starker Wandung, bezeichnete aber das zentrale Pyrenoid in diesen lediglich als Vakuole. Andere Zooxanthellen haben mehrere Pyrenoide, 3 bis 10 etwa,

und entsprechend viele Stärkekörner. Dies gilt vornehmlich von den Radiolarien und den Siphonophoren, deren Algen sich auch sonst nahe stehen. Manchmal umgibt die Stärke das Pyrenoid nicht allseitig, sondern liegt diesem etwa nierenförmig auf; Winter (1907) findet bei den von ihm sehr sorgfältig studierten Peneroplis-Algen überhaupt keine Pyrenoide, die Stärkekörner, die in Menge von kleinsten Körnchen bis zu relativ großen linsenförmigen und polygonalem Einschlüssen auftreten, liegen mit Vorliebe dem Chromatophor dicht an, so daß sie vielleicht genetisch mit ihm zusammenhängen, und drücken sich, wenn sie größer werden, tief in dasselbe ein, so daß es zu einem eckigen, viele Nischen aufweisenden Gebilde deformiert wird. Eine konzentrische Schichtung glaubt auch Winter zuweilen zu sehen, einen scheinbaren zentralen Hohlraum aber führt er auf optische Täuschung zurück.

Brandt stellt fest, daß die Stärke der Zooxanthellen nicht doppeltbrechend ist, wie die typische Pflanzenstärke, und kommt daher zu der Ansicht, daß nur ein dieser ähnliches Assimilationsprodukt vorliegen kann, das mit der „Florideenstärke" Ähnlichkeit zu haben scheint. An kleineren körneligen Einschlüssen kommen neben Stärkepartikelchen (Müller-Calé und Krüger; Mangan) noch eigentümliche Granula vor, kompakte, unregelmäßige, im Leben rötlich bis violett erscheinende Gebilde, die doppelbrechend sind und deren Zahl und Größe sich nach dem Grade der Belichtung richtet (Brandt, 1883). Man kann in ihnen ein weiteres unbekanntes Assimilat sehen, das auf Jodbehandlung nicht reagiert (Brandt), oder mit Schaudinn daran denken, daß es sich um Exkretkörnchen handeln könnte. Auch Fetttröpfchen finden sich in den Algen der Radiolarien und insbesondere der Anthozoen, wo sie Arndt (1913) in jeder Zooxanthelle bei Aktinien nachweisen konnte.

Der bläschenförmige, zentrale Kern ist sehr dicht gebaut, also arm an Enchylem, so daß ältere Autoren ihn geradezu als homogen bezeichneten. Die genaueste Darstellung desselben ist Schaudinn zu danken, der ein Lininnetz abbildet, dem zahlreiche Chromatinbrocken eingelagert sind und in dessen Mitte ein Karyosom liegt. Die Teilung erinnert an die der Chlorellen, indem auch hier, wenn ein einziges Pyrenoid vorhanden ist, dieses vor dem Kern geteilt wird und jener dann zwischen die Tochterpyrenoide rückt und seinerseits in Form einer primitiven Mitose zerschnürt wird.[1]

---

1) Man kann Müller-Calé und Krüger nicht beipflichten, wenn sie von einer Amitose sprechen.

Das Chromatin und Linin ordnet sich in Längsstränge, das Karyosom wird mit geteilt, zwischen den quer zerteilten Chromatinsträngen tritt eine Zellplatte auf (Schaudinn; Claus, 1884). Sind viele Pyrenoide vorhanden, so werden sie offenbar einfach annähernd gleichmäßig verlagert. Das Chromatophor teilt sich — bei den Peneroplis-Symbionten wenigstens — gleichzeitig mit dem Kern (Winter, 1907). Gewöhnlich handelt es sich wieder um eine Zweiteilung innerhalb der mütterlichen Cellulose-Membran, die mehr oder minder stark ausgebildet ist und nur bei den Algen der Acanthometren fehlt oder wenigstens äußerst zart ist und dadurch deren Vielgestaltigkeit erklärt. Es kommt aber auch hier ein Zerfall in vier Tochterzellen oder gar noch mehr vor. Lendenfeld (1888) beschreibt z. B. für Rhizostomeen, daß die Membran mit einem maulbeerförmigen Haufen junger Algen erfüllt ist.

Wie bei den Chlorellen geht neben dem intrazellularen Leben ein im Freien geführtes her. Die Algen vermögen weiterzuleben, wenn man sie gewaltsam aus dem Wirtstier befreit und wenn sie aus physiologischen Gründen genötigt werden, dasselbe zu verlassen, also vor allem bei dessen natürlichem Tode, dann aber auch, wie wir sahen, unter Umständen in gewissen Phasen seiner Fortpflanzung (Peneroplis) oder wenn die Lebensbedingungen sonstwie ungünstige werden (Hunger des Wirtes [Trichosphaerium], mangelhaftes Licht oder starke Erwärmung bei den Aktinien). Während aber bei Chlorella die freien Zustände den symbiontischen völlig gleichen, ist dies bei den Zooxanthellen nicht der Fall. Die ersten diesbezüglichen Beobachtungen rühren bekanntlich von Cienkowsky (1871) her. Er sah, daß die Algen sich beim Absterben des Radiolars mit einer sie eng umschließenden, ziemlich resistenten Schleimhülle — der verquellenden Membran — umgaben, aus der die wachsende Zelle langsam heraustrat und eine neue Hülle bildete, um sie nach einiger Zeit wieder abzustreifen. Die Algen bekamen dabei lappige Gestalten und teilten sich. Es wurden also — und zwar für Monate — sogenannte „Palmellenstadien" gebildet. Brandt erweiterte dann (1883, 1885) unsere Kenntnis der freien Xanthellenzustände noch beträchtlich, als er fand, daß nur bei geringen zu Gebote stehenden Wassermengen eine solche Verschleimung der Membran einsetzt, sonst aber bei Radiolarien geißeltragende Schwärmer entstehen. Die Membran platzt dann an einer Stelle und der gesamte Inhalt tritt aus, wobei noch, ehe er sie verlassen hat, an dem hinteren Ende zwei zunächst nur langsam bewegliche Geißeln

sprossen (Fig. 5). Völlig befreit nimmt die Alge eine länglich-ovale Gestalt an und zeigt, wo die Geißeln entspringen, eine Einkerbung. Schon Brandt fielen ganz ähnliche Algen häufig im Plankton auf und er meint, daß wohl auch andere gelbe Zellen eine derartige Wandlung durchmachen können, zumal er ähnliche Formen, nur ohne Geißeln, hie und da auch in Aktinien und Schwämmen gesehen.

Später haben dann Schaudinn und Winter eine solche auch bei Algen aus Trichosphaerium und Peneroplis genau studieren können. Ersterer schildert besonders anschaulich, wie zunächst der ganze Plasmainhalt zu rotieren anfängt und dann amöbenartig die geborstene Hülle verläßt, hierauf, nachdem die ovale Gestalt erlangt wurde, dicht unter dem einen Pole eine leichte Grube entsteht und aus deren Grunde sich zwei hyaline Fortsätze erheben, die von Anfang an lebhaft flirrend sich bewegen und immer länger werden. Schließlich wird an dieser Stelle eine Art Schlundrohr gebildet, das sich eine Strecke weit in das Protoplasma hinein erstreckt, ohne daß es bei der holophytischen Ernährungsweise eine Bedeutung für etwaige Nahrungsaufnahme haben kann. Die Chromatophorenplatten sind dorsal und ventral unter der Oberfläche gelagert, wenn man die Schlundseite als ventrale bezeichnet.

Alle damit bekannt gewordenen Merkmale sprechen nun aber dafür, den Zooxanthellen ihren Platz unter den Cryptomonadinen einzuräumen, wofür sich früher schon Bütschli äußerte, und was insbesondere Schaudinn dann entschieden befürwortete, indem er die von ihm zum erstenmal erschöpfend charakterisierte Zooxanthelle Cryptomonas brandtii benannte. Auch Oltmanns hält (1904), ohne die an recht verborgener Stelle veröffentlichte Arbeit zu kennen, die Zugehörigkeit zu den Cryptomonaden für recht wahrscheinlich. Die symbiontischen Stadien stellen damit also palmellenähnliche Ruhestadien von Flagellaten dar.

Auch Winter konnte an den Peneroplis-Symbionten, wie wir sahen, ständige Umwandlung in Flagellaten beobachten; diese kündigt sich hier durch eine allmähliche Reduktion der Stärke und durch Zusammenziehen des Chromatophors an, der schließlich in dem freien Flagellaten nicht mehr rötlich, sondern bräunlich gefärbt, als lappiges Band einen großen Teil der Oberfläche einnimmt, und meist durch eine unregelmäßige Zickzacklinie in zwei Abschnitte zerlegt wird. Da die Form sich durch mehrere Merkmale von der Schaudinns unterscheidet, erhielt sie den Namen Cryptomonas schaudinni. Ein Teil der Flagellaten, die Winter entstehen sah,

verlor alsbald die Geißeln und ging, sich durch Zweiteilung weiter vermehrend, in typischen Palmellenzustand über; andere gingen unter eigentümlichen Degenerationserscheinungen zugrunde.

Nachdem wir nun in drei Fällen die geißeltragenden Stadien kennen und in einigen weiteren ihr Vorhandensein wahrscheinlich gemacht ist, dürfen wir annehmen, daß tatsächlich allen Zooxanthellen solche eigen sind. Fraglich aber ist es, ob sie alle in der Gattung Cryptomonas Platz finden werden oder auf mehrere Gattungen zu verteilen sind. Zur weiteren Pflege der Zooxanthellensystematik ist also vor allem nötig, jedesmal nach den frei schwimmenden Stadien zu fahnden und diese so genau wie möglich zu charakterisieren.[1]

Freibewegliche Algen aus Pachycordyle fusca hat auch H. C. Müller (1914) beobachtet, aber er gibt keine näheren Angaben über ihren Bau; sowohl in Peridermröhren, deren Inhalt abgestorben war, als auch völlig im Freien gewahrte er abwechselnd eine schnell kreisende und eine geradlinige Bewegung, wobei es wiederholt vorkam, daß die Algen schnurstracks auf in der Nähe befindliches Pachycordyle-Gewebe zuschossen und sich an dessen Oberfläche so festzuheften vermochten, daß sie nicht mehr wegzuspülen waren. Es wäre denkbar, daß hier chemotaktische Wechselbeziehungen zwischen Wirt und Symbiont vorlägen. H. C. Müller hat jedoch nie die bewegenden Organelle zu Gesicht bekommen können; wenn er meint, es kämen vielleicht nebeneinander Cilien und Geißeln vor, so müssen wir eine solche Vermutung als höchst unwahrscheinlich ablehnen.

Eine Kopulation der schwärmenden Stadien ist bis jetzt noch nicht nachgewiesen worden. Bei Chlorella ist sie offenbar ganz in Ausfall gekommen, bei Cryptomonas aber läge sie wohl eher im Bereich des Möglichen. Winter möchte zweikernige Zustände, die er beobachten konnte, auf einen solchen Vorgang beziehen.

In mehrerer Hinsicht verhalten sich die symbiontischen Zustände von Cryptomonas ebenso wie die von Chlorella. Die im allgemeinen bestehende Immunität gegen die Verdauung ist dieselbe;

1) Mehr aus historischen Gründen sei mitgeteilt, daß Brandt seinerzeit die Xanthellen für der von Cienkowsky beschriebenen Exuviella marina nahestehende Formen hielt. Diese wurde jedoch alsbald von Klebs (1884) für eine mit Dinopyris laevis Stein identische Peridinee erklärt und Brandt meinte daraufhin, daß es also „in hohem Grade wahrscheinlich ist, daß Zooxanthella ebenfalls zu den Peridineen gehört.“

auch bei den Cryptomonaden wird sie unter Umständen aufgehoben, so bei manchen Radiolarien zu ganz bestimmten Zeiten; das Verhalten im Dunkeln ist das gleiche, das Wirtstier wird allmählich verlassen (Aktinien, Medusen und Pachycordyle fusca, letzteres nach H. C. Müller, 1914) und verbleicht, wie die verdunkelten Amöben. Der Widerwille der Symbionten gegen bestimmte Regionen ist hier wie dort vorhanden, ohne daß wir ihn erklären könnten. Aber im einzelnen ergeben sich auf beiden Seiten ganz verschieden weitgehende Anpassungen bei den jeweiligen Kombinationen von Tier und Alge, die ein Verallgemeinern erschweren.

8. Physiologie des Zusammenlebens

Ein tieferes Eindringen in die physiologischen Seiten des Zusammenlebens der Zoochlorellen und Zooxanthellen mit Tieren konnte naturgemäß erst einsetzen, als man mit ihrer wahren Natur vertraut geworden war.. Wenn auch die Erkenntnis Max Schultzes (1851), daß bei Hydra, Stentor und Vortex echtes Chlorophyll vorkommt, schon gewisse Rückschlüsse auf die Leistungen dieser Farbstoffträger zuließ, bedeutete es doch einen großen Fortschritt, als Geddes (1878) nachweisen konnte, daß von solchen grünen Tieren tatsächlich Sauerstoff abgegeben wird.[1] Zunächst war es ein kleiner mariner Wurm aus der Familie der Turbellarien, Convoluta roscoffensis, auf den wir im folgenden Kapitel eingehend werden zu sprechen kommen, von dem er zeigte, daß das bei unmittelbarer Belichtung aufgesammelte Gas 45—55 % Sauerstoff enthielt. Bevor er noch diese Ergebnisse auch auf Tiere mit gelben Zellen ausdehnen konnte, bestätigte bereits Engelmann (1881) mit Hilfe seiner eleganten Bakterienmethode, daß auch Hydra viridis und Paramaecium bursaria im Lichte sehr energisch Sauerstoff abscheiden, ja daß sich dies auch noch an isolierten Chlorophyllkörnern, besonders bei Hydra, eine ganze Weile dartun läßt. Geddes zog hierauf (1882) eine ganze Reihe mariner Tiere mit gelben Zellen in den Kreis der Untersuchung und erhielt hier die gleichen zu erwartenden Resultate. Collozoum inerme besetzte sich im Sonnenlichte alsbald mit Gasbläschen, und als er diese in ein Röhrchen sammelte, fand er, daß sie nur wenig oder keine Kohlensäure enthielten, wohl aber einen deutlichen Bestand an Sauerstoff.

---

1) 1840 teilte schon Hogg mit, daß sich an den grünen Spongillen Gasblasen bildeten, ohne diese jedoch näher zu analysieren.

Die gleichen Versuche stellte er mit Velellen an und konnte hier in einigen Stunden ein Gas auffangen, in dem 21—24 % Sauerstoff vorhanden waren (während zur Kontrolle aus den Luftkammern entnommenes Gas nur 5 % führte). Den höchsten Sauerstoffgehalt aber erzielte der englische Forscher mit Aktinien: Anthea cereus ergab 32—38 %, während Krukenberg mit dem gleichen Tiere ohne jeden Erfolg experimentierte. Dieser Widerspruch erklärt sich aber auf das schönste dadurch, daß dieser mit der var. smaragdina arbeitete, die nahezu oder ganz algenfrei ist, Geddes aber mit der algenreichen var. plumosa, so daß notwendig bei gleichen Bedingungen der Effekt ein ganz verschiedener sein mußte; entsprechend war das Resultat, wenn Geddes die Gasabgabe einer algenfreien und algenreichen Varietät von Ceriactis aurantiaca verglich, oder wenn er von Gorgonia verrucosa 24 % Sauerstoff gewann und die früher schon besprochene symbiontenfreie rote Varietät keinen ergab.

Aus allen diesen Versuchen und insbesondere auch aus dieser Gegenüberstellung von ganz nahestehenden Formen mit und ohne gelbe Zellen ging mit unzweifelhafter Sicherheit hervor, daß die für Algen erklärten Organismen der Protozoen und Cölenteraten tatsächlich, wie zu erwarten, gleich allen anderen grünen pflanzlichen Organismen Sauerstoff abgaben; es mußte aber auch sofort angenommen werden, daß die gewonnenen Zahlen nicht die gesamte auf Rechnung der Assimilation der Algen zusetzenden Sauerstoffmengen darstellten, sondern ein weiterer Teil sofort von dem tierischen Gewebe, in dem das Gas frei wird und durch das es zur Oberfläche aufsteigen muß, an sich gerissen wird. Zum Vergleich seien Zahlen mitgeteilt, die Geddes an Pflanzen erzielte; in dem von Ulva abgegebenen Gas waren 70 % Sauerstoff, dem von einer braunen Alge (Haliseris) 45 %.

Daß eine solche Durchspülung für das sauerstoffbedürftige Tier einen zweifellosen Vorteil darstellt und daß auch die ständig in das die Tiere umgebende Seewasser austretende Gasmenge einen wesentlichen Nutzen für das Wirtstier bedeuten muß, lag auf der Hand. Aber auch dieses bietet den Inwohnern offenbar einen entsprechenden Vorteil, denn es produziert ja ständig Kohlensäure und Stickstoff, die wiederum wichtige Bedingungen des Algenlebens darstellen. Schon Geddes erkannte damit, daß hier im kleinen im Verbande einer intrazellularen Symbiose die Grundregeln des Stoffwechsels zwischen Tier- und Pflanzenwelt als Ganzes genommen

verwirklicht und infolge der engen räumlichen Verhältnisse aufs beste ausgenutzt werden und spricht von „Animal Lichens“ und von „agricultural Radiolarians and Coelenterates“.

Geddes' Untersuchung von 1882 brachte aber noch weitere Überlegungen und Einzelbeobachtungen, gegen die sich allerdings zum Teil manches einwenden ließ und auch alsbald von Brandt eingewandt wurde. Er glaubte eine erhöhte Vitalität symbiosetreibender Formen gegenüber solchen ohne Algen konstatieren zu dürfen. So beobachtete er, daß die jungen von Velellen sich lösenden Medusoide, die von der Mutterkolonie mit Algen gleich wie mit einem ernährenden Dottersack ausgerüstet entlassen würden, sich in kleinen Gefäßen 14 Tage und länger halten lassen, was sonst kaum bei einem derartigen pelagischen Organismus der Fall ist. Cassiopeia, reich mit Algen versorgt, lebt wochenlang in einem Aquarium, Pelagia, algenfrei, stirbt nach 1—2 Tagen. In doppelter Hinsicht möchte er noch in den Symbionten eine wertvolle Kraftquelle sehen, indem einmal diese unter Umständen teilweise vom Wirte verdaut werden, und dann die Algen Reservestoffe, die wir in ihnen ja reichlich entstehen sahen, vornehmlich Stärke, in gelöster Form in das Tier übertreten lassen.

Damit war tatsächlich in den Grundzügen das gegenseitige Abhängigkeitsverhältnis aufgedeckt, und die späteren Untersuchungen, die sich bis in die letzten Jahre fortsetzten und eine Reihe weiterer auf exakter Grundlage gewonnener Einzelheiten brachten, konnten im großen und ganzen deren Richtigkeit bestätigen.

Für Hydra viridis vermochte Blomfield (1882) noch genauere Daten über den ausgeschiedenen Sauerstoff anzugeben, indem er (nach Mitteilungen Lancesters) 33 % Sauerstoff in dem aufgefangenen Gas feststellte. Um auch kleine Organismen mit gelben Zellen, bei denen größere Gasmengen nicht erhältlich sind, untersuchen zu können, bediente sich Brandt (1883) ebenfalls der Engelmannschen Methode und fand, daß sich, wie zu erwarten, um Acanthometra im belichteten Präparate binnen kurzem die Bakterien sammelten und bei Lichtabschluß sich wieder zerstreuten. Dabei waren die Stellen, an denen die gelben Zellen lagen, sichtlich bevorzugt, bei Acanthometriden, die keine Symbionten besaßen, trat auch keine derartige Reaktion der Bakterien ein. Mit Hilfe des gleichen Verfahrens konnte auch die Sauerstoffproduktion bei Collozoum und bei isolierten Algen aus Radiolarien und Anthozoen konstatiert werden.

Brandt vermochte auch auf andere Weise das Resultat dieser Versuche zu bestätigen, denen ja ihrer etwas primitiven Anordnung wegen noch manche nicht unbeträchtliche Fehlerquellen anhaften konnten. So müssen bei der durch die intensive Besonnung im Seewasser eintretenden Erwärmung, die trotz Kühleinrichtungen nicht völlig ausgeschaltet worden war, auch von diesem absorbierte Gase frei werden und. mit aufgefangen, die Bestimmung beeinflussen, und werden auch die durch das Wasser steigenden Sauerstoffblasen Kohlensäure und Stickstoff aus diesem aufnehmen. Er sagte sich, daß sich die Sauerstoffproduktion der Symbionten auch indirekt in einer größeren Lebenszähigkeit der belichteten Tiere äußern müsse, wenn man zwei Gruppen bildet, denen von Anfang an die gleiche begrenzte Sauerstoffmenge zur Verfügung steht und von denen eine verdunkelt bleibt, die andere aber täglich dem Lichte ausgesetzt wird, und übertrug deshalb Antheen, die mehrere Wochen gehungert hatten, damit nicht durch ausgeworfene Speisereste das Wasser verdorben würde, je in eine gleichgroße Menge filtriertes Seewasser in sorgfältig verkitteten Gefäßen. Den hierin vorhandenen Sauerstoff schätzte er auf etwa 2 ccm. Die Dunkeltiere starben spätestens innerhalb drei Tagen, die Tiere, die jeden Tag fünf bis sechs Stunden der hellsten Neapeler Sonne ausgesetzt waren, wobei die Erwärmung nach Kräften herabgesetzt wurde, hielten sich sechs bis sieben Tage. Die Aiptasien, die infolge ihrer geringeren Größe mit der gleichen Gasmenge länger haushalten konnten, erstickten im Dunkeln nach zehn Tagen, belichtet erst nach fünf bis sechs Wochen.

Trotz dieser Erfahrungen übt Brandt Kritik an der Auffassung, die Geddes sich über die lebenswichtige Rolle der Sauerstoffabgabe der Symbionten gebildet hat. Er meint vor allem, daß sich in der freien Natur solche extreme Bedingungen wie in jenen Experimenten niemals böten, daß hier tatsächlich ein Mangel an Sauerstoff kaum eintreten könne, und daß die Algenwirte, wenn sie wirklich auf den in ihnen produzierten Sauerstoff angewiesen wären, in der ersten Nacht zugrunde gehen müßten, in der die Assimilation sistiert wird. Auch sind ihm die Beispiele Geddes' für die größere Lebenszähigkeit nicht stichhaltig genug und hierin muß man ihm sicher recht geben. Pelagia und Cassiopeia z. B. sind doch recht fern voneinander stehende Organismen und können sehr wohl schon von Haus aus eine ganz verschiedene Widerstandskraft besitzen. Brandt bringt Cassiopeia, Pelagia und Rhizo-

stoma in große Becken und findet, daß alle miteinander höchstens 14 Tage leben, ja daß manchmal Rhizostoma, das keine oder nur ganz spärliche Zooxanthellen enthält und Cassiopeia viel näher steht als Pelagia, vier bis sechs Wochen erhalten werden konnte. Nach seinen Beobachtungen können auch die algenfreien Bunodes und besonders Actinia mesembryanthemum in schlechtem Wasser viel eher aushalten, ja letztere sind darin kaum umzubringen, während die mit Algen vollgepfropften Aiptasien, Antheen usw. darin zugrunde gehen (1883). Schon vorher hatte Brandt die Beobachtung gemacht, daß sich grüne Spongillen in durchlüftetem Wasser sehr wohl halten lassen, in undurchlüftetem aber trotz ihrer Sauerstoffproduzenten sehr schnell dahinstarben Er kommt daher zu dem Schluß, daß zunächst ein Nutzen für die Tiere in dieser Richtung weder bewiesen noch überhaupt wahrscheinlich ist.

Dem stehen aber andererseits eine ganze Reihe von Angaben, insbesondere von Protozoenzüchtern, gegenüber, die für Geddes sprechen. Ein Forscher, der über eine so große praktische Erfahrung an Rhizopoden verfügt wie Pénard, spricht (1902) die Überzeugung aus, daß die grünen Süßwasserforaminiferen zweifellos in Uhrglaskulturen viel zäher seien als die farblosen, und daß hieran nicht der Nahrungsmangel schuld sein könne, der innerhalb der kurzen Frist gar nicht in Frage komme, sondern der Sauerstoffmangel. Gruber schreibt gelegentlich seiner Studien an grünen Amöben, daß es eine Beobachtung sei, die wohl jeder schon gemacht hat, der sich mit dem Studium von Süßwasserprotozoen befaßt habe, daß das grüne Paramaecium bursaria nach dem Absterben aller anderen Infusorien in einem Zimmeraquarium übrig bleibt. Auch die Amoeba viridis, die er zog, erwies sich als außerordentlich genügsam und gedieh Wochen und Monate ohne jede Pflege, Wasserwechsel u. dgl. im Uhrschälchen. Dofleins Amoeba vespertilio florierte auch im grünen Zustand ungleich besser, wurde größer als die farblosen Genossen, vermehrte sich auf das lebhafteste und war infolge ihrer Anspruchslosigkeit ungleich leichter zu halten, so daß sie diese auch lange überlebte. Daß Hydra viridis in schlechtem Wasser ungleich länger leben kann als Hydra grisea, entnehme ich Wilsons (1891) Erfahrungen.

Aus alledem gewinnt man doch den Eindruck, daß Brandt in diesem Punkte zu weit geht. Entz, Famintzin, Balbiani und die neueren Untersucher, auf deren Ergebnisse wir noch werden zu sprechen kommen, schließen sich auch hierin mehr an Geddes

an. Die Sachlage ist wohl die, daß es Fälle gibt, in denen dem Tiere seine innere Sauerstoffquelle keine wesentlichen Vorteile bietet, und solche, in denen diese — insbesondere in beschränkten Wassermengen und in schmutzigem Wasser — nicht nur bedeutungsvoll, sondern vielleicht geradezu lebensrettend wird.[1]

Trotz seiner teilweise von Geddes abweichenden Auffassung ist jedoch auch Brandt von einem echten Symbioseverhältnis überzeugt, nur sieht er die Vorteile, die dem Tier von der Pflanze geboten werden, ausschließlich in der Nahrungszufuhr derselben. Die große ernährende Bedeutung der Symbionten hat er durch eine Reihe von Hungerversuchen in ein helles Licht gerückt. Schon in der ersten seiner beiden wertvollen Untersuchungen über die morphologische und physiologische Bedeutung des Chlorophylls bei den Tieren (1882) stellte er fest, daß grüne Spongillen in filtriertem Wasser bei genügender Durchlüftung monatelang prächtig gedeihen und daß Hydra viridis unter gleichen Bedingungen mehr als fünf Wochen zu leben vermag.[2] Ferner liegen zahlreiche Angaben darüber vor, daß Protozoen, die Algen in sich führen, die Nahrungsaufnahme ganz einstellen oder doch stark reduzieren. Entz gab dies für eine Reihe von Ciliaten (Paramaecium bursaria, Vorticella campanula, Vaginicola crystallina, Stichotricha secunda) und für Acanthocystis an. Aber in der Folge wurde dem vielfach mit offenbarer Berechtigung widersprochen. Bütschli weist im Gegenteil darauf hin, daß zahlreiche zoochlorellenreiche Ciliaten sehr kräftige Esser seien, so Frontonia leucas, Stentor polymorphus, Climacostomum virens, und daß ferner eine ganze Anzahl weiterer Indigo oder Karmin reichlich aufnehmen (Ophrydium versatile,

1) Geddes glaubte, daß zu reiche Sauerstoffausscheidung der Algen be Aktinien bei stärkster Belichtung diesen auch bei entsprechender Kühlung des Bassins schädlich sei. Anfangs schienen die Tiere durch die einsetzende Sauerstoffdurchspülung angenehm stimuliert, indem sie, vorher unbeweglich, ihre Arme lebhafter bewegten. Brandt konnte jedoch zeigen, daß bei völlig ausgeschalteter Wärmewirkung die Tiere — seien es symbiontisch lebende oder nicht — ihr Benehmen gar nicht änderten, wohl aber bei allmählich steigender Erwärmung ihre Bewegungen lebhafter wurden, schließlich peitschend und zuckend. Steigt die Temperatur auf 33—34°, so werden die Körper schlaff, die Tiere bewegungslos und die Mägen entleert, wobei Schleimfetzen, die von zahllosen gelben Zellen braun gefärbt sind, ausgestoßen werden.

2) Den Angaben über die Fähigkeit der Hydra viridis, zu hungern, wird von Jickeli (1882), Graff (1882), Girond (1888) widersprochen; Greenwood (1888) und Nußbaum (1887) dagegen sprechen sich dahin aus, daß sie vie weniger Fleischfresser sei als ihre Verwandten.

Cothurnia crystallina, Enchelys pupa und Paramaecium bursaria), so daß man hier wohl auch auf Nahrungsaufnahme schließen darf. Von Paramaecium bursaria versichert auch Maupas (1888), daß es reichlich Bakterien und Flagellaten fresse, und daß er es manchmal mit Euglenen ganz vollgestopft gesehen habe. Eine ähnliche Kritik mußte sich die Auffassung Brandts gefallen lassen, daß Radiolarien, insbesondere die koloniebildenden, für gewöhnlich keine feste Nahrung aufnehmen (1881, 1883); nur solange die Kolonien noch klein sind und über wenige gelbe Zellen verfügen, ernähren sie sich nach ihm in animalischer Weise, später findet man in ihnen nie mehr größere geformte Nahrungspartikelchen, und wenn solche oberflächlich der Gallerte anzuhängen scheinen, so beruht dies seiner Meinung nach nur auf einer Beschmutzung der klebrigen Außenseite durch die vielen im Netz auf engen Raum vereinten Organismen. Endlich findet er, daß sich Sphärozoen am besten in filtriertem Wasser bei Lichtzutritt halten lassen, wo sie ohne jede von außen aufgenommene Nahrung sechs Wochen am Leben blieben. Diese Auffassung der Ernährung der Radiolarien wurde von Famintzin (1889) energisch bekämpft, der im Uhrschälchen die reichliche Aufnahme von Crustazeen und Ciliaten genau verfolgen konnte und auch in frischgefangenem Material zahlreiche in offenbarer Verdauung begriffene Beute fand; und seiner ablehnenden Haltung folgten auch nach ihm kommende Autoren, die z. B. die Verdauung von Krebsen und ähnlichem bei Thalassicolla vielfältig beobachteten.

Auf der anderen Seite liegen wieder Beobachtungen an Süßwasserrhizopoden vor, die im Sinne Brandts sprechen. Pénard hat bei einer Reihe von grünen Monothalamien den Eindruck, daß sie die Nahrungsaufnahme ganz einstellen oder wenigstens stark einschränken. Bei den drei Amphitrema-Arten hat weder er, noch Archer, noch Nüßlin je eine solche konstatiert, Hyalosphenia papilio hat immer nur sehr wenig Gefressenes in sich. Doflein fiel es auf, daß die grüne Amoeba vespertilio, obwohl sie größer ist als die farblose und sich lebhafter vermehrt, nicht mehr so große Beutestücke aufnimmt wie jene. Von der grünen Convoluta roscoffensis werden wir im folgenden Kapitel hören, daß sie von einem gewissen Zeitpunkt an zweifellos keine Nahrung mehr von außen aufnimmt und doch sehr wohl gedeiht.

Angesichts so widersprechender Angaben sind die positiven Resultate der Brandtschen Hungerversuche an Aktinien von besonderer Bedeutung; sie seien deshalb etwas genauer beschrieben.

Zunächst wurden zwei möglichst gleichgroße Exemplare von Anthea cereus var. plumosa in zwei Gefäße von gleichem Inhalt mehrfach filtrierten Seewassers gebracht und das eine Tier diffusem Lichte ausgesetzt, das andere verdunkelt. Von letzterem wurden Ende der zweiten Woche schleimige Fetzen mit zahlreichen Algen ausgeworfen, in den nächsten Wochen wurde das Tier welk und schlaff und nach einem Monat starb es. Das belichtete aber war noch nach sechs Monaten völlig frisch und teilte sich sogar in zwei, später drei Teile. Daß hierbei die Dunkelheit als solche nicht schädigend wirkte, bezeugen Versuche, bei denen zwei Gruppen algenfreier Cerianthen hell bez. dunkel gehalten wurden; sie blieben ungefähr gleichlang am Leben, und starben erst nach Monaten, wie überhaupt Dunkelheit an sich von den Aktinien gut vertragen wird. Auch der eventuelle Vorteil, den die belichteten Tiere gegenüber den verdunkelten infolge der Sauerstoffentwicklung genossen, ließ sich durch reichliche Durchlüftung der Dunkeltiere ausschalten. Der Versuch wurde mit Aiptasien gemacht, auch hier waren die Lichttiere noch frisch wie am Anfang, als alle Dunkeltiere tot waren. Brandt hat die Hungerversuche noch mannigfacher modifiziert und stets das gleiche Resultat erzielt. Man könnte, da wir ja wissen, daß in Dunkelheit und bereits bei ungenügender Beleuchtung die Algen nicht mehr zu gedeihen vermögen und zusammen mit schleimigen Massen ausgestoßen werden, auch auf den Gedanken kommen, daß nicht der Hunger, sondern die so eintretende Algenlosigkeit oder die im Inneren absterbenden Algen die Todesursache seien, aber ein derartiger Einwand wird dadurch entkräftigt, daß man auch künstlich algenfrei gemachte Tiere durch regelmäßig gereichte Nahrung sehr wohl am Leben halten kann.

Wägt man diese experimentellen Erfahrungen und die sich zum Teil so sehr widersprechenden Beobachtungen über Nahrungsaufnahme bei Einzelligen gegeneinander ab, so wird man zu dem Schlusse kommen, daß offenbar eine Anzahl symbiontisch lebender Tiere gelernt haben, in genügend hellem Lichte auf geformte Nahrung für lange Zeit ganz zu verzichten, oder doch mit einem Minimum auszukommen, während bei anderen von einer derartigen Änderung der Ernährungsweise nichts zu bemerken ist. Wir werden uns auch in diesem Zusammenhang daran erinnern, daß nach Pratt die Regel besteht, daß symbiontenreiche Alcyonarien ihre Mesenterialfilamente entsprechend rückbilden und keine Beutetiere mehr in ihrem Inneren zu finden sind und daß nach Greenwood bei

Hydra viridis wesentlich weniger Drüsenzellen im Magen angetroffen werden als bei den übrigen Arten.

Auf die Frage, wie nun die unzweifelhafte Ernährung der Wirte durch die Algen — sei sie nun entbehrlich für das Tier oder nicht — vor sich geht, gab Geddes, wie gesagt, zwei Antworten; er ließ nebeneinander gelten, daß ein gewisser Prozentsatz der Algen direkt vom Tier verdaut wird und nahm ferner an, daß gelöste Assimilate auf osmotischem Wege aus der Alge in das tierische Protoplasma abgegeben werden. Auch über die Berechtigung der ersten Möglichkeit gehen die Anschauungen auseinander, auch hier aber können wir nicht die eine Auffassung für richtig, die andere für falsch erklären, wie dies manchmal geschieht, sondern müssen feststellen, daß die wechselseitigen Anpassungen bei den einzelnen Formen sich in verschiedener Weise ausgebildet haben. Die sorgfältigen Studien Winters an Peneroplis haben zu dem Ergebnis geführt, daß niemals Algen verdaut werden, ebenso die Schaudinns an Trichosphaerium, wo selbst von hungernden Tieren keine Symbionten angegriffen werden. Bei Radiolarien findet man auch für gewöhnlich keine zerfallenden gelben Zellen, wir haben aber gesehen, daß sie hier zu gewissen Zeiten bei manchen Arten restlos der Auflösung verfallen. Auch bei den Aktinien ist es nach Brandts Überzeugung die Regel, daß die Algen unberührt bleiben; bei ihnen wäre es natürlich denkbar, daß die infolge mangelhafter Belichtung geschwächten und zum Auswerfen bestimmten Zustände zum Teil verdaut werden, aber selbst hier scheint es ihm so, wie wenn sogar die abgestorbenen oder im Absterben begriffenen Algen unverdaut aus dem Tiere entfernt würden. Auf den ersten Blick könnte man auch noch aus einer anderen Überlegung heraus auf ein teilweises Gefressenwerden der Algen schließen. Aktinien, die zunächst nahezu farblos und algenfrei sind, werden, auch in filtriertem Seewasser gehalten, allmählich immer dunkler und algenreicher, bis sie die typische Färbung erhalten. Aber auch dann vermehren sich natürlich die Symbionten noch weiter und dennoch hält sich die Füllung in gewissen Grenzen. Insbesondere bei nicht koloniebildenden Formen, bei denen nicht durch ständige Knospenbildung immer reichlich neu zu infizierendes Zellmaterial hinzukommt, läge es nahe, daran zu denken, daß der Überschuß aufgefressen wird. Brandt lehnt jedoch eine solche Möglichkeit ab, da er fand, daß ständig auch von dem gesunden Tier lebende und sich weiter entwickelnde Algen abgegeben werden.

Auf der anderen Seite stehen nun Angaben über offenkundiges Verdauen eines Teiles oder gar sämtlicher Symbionten, die zum Teil mit Vorsicht aufzunehmen sind, zum Teil aber nicht in Zweifel gezogen werden können. Daß manche Radiolarien zu gewissen Zeiten all ihre Symbionten resorbieren, haben wir eben schon herangezogen, nach Famintzins Meinung (1889) geht etwas Derartiges überhaupt in beschränkterem Maße ständig vor sich. Entz (1882) hat sich dahin ausgesprochen, daß bei einer Reihe von ihm studierter grüner Ciliaten und Heliozoen alle Algen, die in die inneren Regionen des Entoplasmas geraten, allmählich verdaut werden, aber auch hierin trat ihm Bütschli nachdrücklich unter dem Hinweis entgegen, daß andere Autoren in diesen Tieren vergeblich nach zerfallenden Chlorellen gesucht haben.

Werden bei Trichosphaerium auch in hungernden Tieren die Symbionten nicht angegriffen, so zeigen sich (nach Pénard, 1902) bei den grünen Monothalamien besonders in hungernden Tieren stets eine Anzahl Zoochlorellen in Auflösung begriffen und bräunlich verfärbt, und Gruber beschreibt und bildet ab, wie stets ein Teil der Algen in Amoeba viridis, zu kleinen Gruppen vereint, in Nahrungsvakuolen eingeschlossen und verdaut wird. Daß zu gewissen Zeiten und insbesondere unter Bedingungen, die für die Algen ungünstig sind, diese zugrunde gehen und mehr oder weniger weit verdaut ausgestoßen werden, das geht ferner aus dem früher schon Mitgeteilten unzweifelhaft hervor; es sei in diesem Zusammenhang nochmals an die Monothalamen mit braun werdendem Inhalt erinnert, an das periodisch ganz Algenfreiwerden bei diesen und bei Ciliaten, was zum Teil allerdings durch den Austritt lebender Algen bedingt ist, an die Zerstörung der Algen bei mangelnder Belichtung bei Amöben und Ciliaten. Später werden wir hören, daß die schon öfter herangezogenen Convoluten im Alter sich ganz gesetzmäßig über ihre Insassen hermachen. Auch für Hydroidpolypen finden sich Angaben von innerhalb des Wirtsgewebes zerfallenden Algenresten in der Literatur niedergelegt,[1] und bei den Velellen hat Woltereck, dem Beispiele Geddes' folgend, die Vorstellung entwickelt, daß die zahlreichen Algen, die die sich lösenden Medusen mitbekommen und in Tiefen hinabziehen,

1) Die Angaben von Entz, daß auch bei Hydra viridis Algen verdaut werden und daß die schon von Kleinenberg beobachteten dunkelbraunen und schwärzlichen Körnchen im Entoderm Reste von solchen darstellen, beruhen auf einem offenbaren Irrtum. Sie wurden auch schon von Greenwood in Abrede gestellt.

in denen sie nicht mehr gedeihen können, ihnen geradezu als Futtervorrat zu dienen haben.

Bei einer Anzahl von Algenwirten, so müssen wir aus den mannigfachen Angaben folgern, werden die Symbionten offenbar nie angetastet (z. B. bei Peneroplis und Trichosphaerium), bei andern fallen sie zu jeder Zeit in beschränktem Grade der Verdauung zum Opfer (z. B. bei Amoeba viridis und vielen Monothalamen), oder dies geschieht wiederum nur in gewissen Phasen ihres Lebens (wie bei manchen Radiolarien, den Velellen und Convoluten). Endlich kommt es außerdem vielfach vor, daß unter den Algen ungünstigen Bedingungen, wie Einsetzen der kälteren Jahreszeit oder mangelhafter Belichtung, diese, bevor sie ausgestoßen werden, teilweise verdaut werden. Der Einwand, den Bütschli generell gegen eine derartige Verwendung der Symbionten durch die Wirte macht, daß sie im Widerspruch mit der die Symbiose erst ermöglichenden Unverdaulichkeit der Chlorellen und Xanthellen stehe, scheint mir nicht stichhaltig zu sein. Vor allem geht eben aus unseren Erfahrungen hervor, daß dieser Schutz nur gewährleistet ist, solange eine gewisse Norm des physiologischen Gleichgewichts besteht; wird dieses aber aus irgendwelchen Ursachen heraus gestört, indem etwa die Funktionen der Algen nicht mehr die typischen sind, wie bei geringem Lichte oder infolge übermäßiger Vermehrung, oder der Chemismus des Wirtes sich ändert, wie bei langandauerndem Hunger oder im Alter, so kann sehr wohl diese Unverdaulichkeit schwinden, indem die Bildung der Antifermente in den Algen unterbleibt. Hier liegen eine Anzahl interessanter Probleme vor, zu deren Lösung es aber eines viel intensiveren Studiums des Algensymbiose bedarf, als es bisher getrieben wurde, das zudem durch die bei den einzelnen Objekten so ganz verschieden weit fortgeschrittenen Anpassungen erschwert werden wird.

Den bedeutungsvolleren und weiter verbreiteten Beitrag der Symbionten zur Ernährung des Wirtes stellen aber offenbar deren Assimilate dar, von denen wir annehmen müssen, daß sie in gelöstem Zustand die Membran passieren. Wir haben gesehen, welche Mengen Stärke in den symbiontischen Algen gebildet werden und besitzen eine große Anzahl von Beobachtungen über frei im Wirtsplasma vorkommende Stärke. Sie beziehen sich insbesondere auf Protozoen und Schwämme. Bei Radiolarien studierte vornehmlich Brandt (1883) die außerhalb der Algen liegende Stärke; mittels der Jodprobe fand er zahlreiche kleine Körnchen derselben in der

Rindenschicht der Sphärozoen und der Acanthometren, ohne daß man sie für Reste zerfallener gelber Zellen ansehen konnte, denn sie lagen in der Nähe völlig intakter Algen. Größe, Form, Mangel der Doppelbrechung, Verhalten gegen Jod, all das stimmte mit der Stärke innerhalb derselben überein. Außerdem färbten sich größere Partien des Plasmas diffus blaßviolett, so daß Brandt auf die Vermutung kam, es möchte sich hier um gelöste, halbverdaute Stärke handeln. Am eindringlichsten aber sprechen die Verhältnisse, wie sie bei Siphonosphaera tenera liegen, für die Beteiligung der Symbionten an der Ernährung (Brandt 1885). Schon früher teilten wir mit, daß bei dieser die gelben Zellen alle in besondere dichte extrakapsuläre Plasmainseln, die von der Zentralkapsel entfernt liegen, vereinigt werden, die sogenannten Assimilationsplasmen. Bei Behandlung mit Jodjodkalium werden lediglich diese in ihrer ganzen Ausdehnung diffus violett, außerdem zeigt sich noch ein violett gefärbter Hof, der sich nach der inneren Seite zu verliert; in dem Assimilationszentrum selbst liegen ferner noch zahlreiche Stärkekörnchen. Solche Erscheinungen lassen sich ungezwungen nur so erklären, daß der Überschuß an Stärke durch die Algen in das umgebende Plasma in einer uns unbekannten Form diffundiert, wo dann die weitere Verarbeitung derselben vor sich geht. In Zerfall begriffene Zellen hat Brandt an diesen Stellen nie gesehen. Die Schwärmer der Radiolarien bleiben stets stärkefrei, mit Ausnahme der der Acanthometriden, an denen Brandt sich von dem Vorhandensein von kleinen unregelmäßigen Stärkekörnchen überzeugte. Auch Famintzin fand (1889) reichlich Stärke in den Radiolarien, meint allerdings, daß diese doch von zerfallenen Algen herstammen.

Ausgeschlossen ist aber etwas Derartiges z. B. auch für Peneroplis nach Winter, die sehr viel Stärkekörnchen führt, ohne daß er je die Symbionten in Verdauung angetroffen hat.[1] Auf der anderen Seite möchte Entz die freie Stärke, die man in Ciliaten findet, von solchen ableiten. Von stärkeartigen, stark lichtbrechenden Körnchen in Süßwasserrhizopoden wird ebenfalls von verschiedenen Seiten immer wieder berichtet.

Schon bevor die Stärkeeinschlüsse im Protozoenplasma bekannt wurden, hatte man die Erfahrung gemacht, daß das Schwamm-

---

1) Beim Durchzwängen durch die engen Kammerverbindungen sollen allerdings unter Umständen Stärkekörner herausgequetscht werden.

parenchym solche enthalten. Carter (1859, 1869) und Keller (1878) finden sie hier teils in diffuser Form, teils in Granulationen. Letzterer teilt mit, daß in manchen Zellen der Spongillen und anderer Schwämme mächtige, bei Jodbehandlung sich blau färbende Vakuolen zu treffen sind, um die das Protoplasma mit dem Kern und den „grünen Körpern“ nur noch einen dünnen Überzug darstellen. Lancester (1882) konnte Kellers detaillierte Angaben nur bestätigen und Brandt stellte mit Jod bei Suberites massa und Geodia gigas sowohl feine Körnchen als auch große Kugeln (bis 0,02 mm Durchmesser) dar, die violett oder intensiv blau gefärbt waren. Er war aber der erste, der in dieser Stärke ein Produkt symbiontischer Algen sah. Die älteren Angaben sind leider meist mehr gelegentliche und nicht auch die Existenz von Symbionten berücksichtigende. Stellt man aber eine Liste aller als mit solchen zusammenlebend bekannten Schwämme zusammen und notiert gleichzeitig die Befunde über Stärke, wie dies Brandt (1883) getan, so ergibt sich eine ziemliche Übereinstimmung. Von Gruppen, die bisher immer ohne Algen gefunden wurden, wie den Kalkschwämmen, den Hexaktinelliden, Lithistiden, Halisarkiden, Chondrosiden wird bei Keller auch ausdrücklich das stete Fehlen von Stärke angegeben. Nach alledem kann kein Zweifel bestehen, daß bei den Schwämmen die Algen als Stärkelieferanten den Wirten einen beträchtlichen Dienst tun. Von höheren Algenwirten aber fehlen ähnliche Beobachtungen fast ganz; auch nimmt Hydra, wenn man ihr Stärke reicht, diese nicht auf, sondern wirft sie nach einiger Zeit wieder aus.

Was wir bisher über das physiologische Wechselverhältnis von Tier und Alge mitgeteilt haben, war zumeist mit den beschränkten Mitteln älterer Zoologen festgestellt worden und stützte sich vielfach auch nur auf biologische und morphologische Beobachtung. Um so erfreulicher ist es, daß wir auch zwei Untersuchungen neueren Datums besitzen, die, von Physiologen von Fach ausgeführt, sich moderner Technik und exakter Messungen bedienen und damit die Überlegungen ihrer Vorgänger teils bestätigen, teils weiter ausbauen (Trendelenburg [1909] und Pütter [1911]). Trendelenburg geht von Ergebnissen Thunbergs (1905) aus, der feststellte, daß der Stoffwechsel der niederen Tiere in seiner Intensität von der Menge des vorhandenen Sauerstoffes abhängig ist. Thunberg maß die Intensität des Gaswechsels, wenn die Tiere sich in Luft oder einem Gemisch von Luft und Stickstoff

und Sauerstoff befanden; dabei zeigte sich dann, daß z. B. Limax bei einem Gasgemisch von nur $^1/_4$ Luft nur 46 % des Sauerstoffes aufnahm, den sie in reiner Luft verbrauchte, und daß umgekehrt, wenn das Gasgemisch 96 % Sauerstoff enthielt, der Stoffwechselverbrauch auf 122 % stieg. Die gleiche Erscheinung fand Trendelenburg bei Aktinien wieder. Anemonia sulcata verbrauchte in gewöhnlichem Seewasser im Dunkeln bei 18° C in $5^1/_4$ Stunden etwa 6 ccm Sauerstoff, unter sonst gleichen Bedingungen aber 15 ccm, wenn der Sauerstoffgehalt etwa auf das Dreifache erhöht wurde. Zu genauen Messungen der Sauerstoffproduktion und des Sauerstoffverbrauches bei algenhaltigen Aiptasien in diffusem Licht, in der Dunkelheit und in hellem Licht benutzte er die von Thunberg angegebene und von Winterstein etwas modifizierte Apparatur. In ersterem Falle ergab sich eine stetige Verminderung des Volumens des umgebenden mit Wasserdampf gesättigten Luftraumes in dem Respirationsgefäß, in dem sich das Tier befand.[1] Im folgenden sei eine Tabelle mitgeteilt, aus der die schon von den älteren Autoren erkannte Unmöglichkeit der Algen, bei diffusem Licht nennenswerte Mengen von Sauerstoff abzugeben, deutlich hervorgeht.

Tabelle I (nach Trendelenburg)

Aiptasia diaphana, algenhaltig.

Diffuses Zimmerlicht. Temperatur 17—18° C. Beginn des Versuches 8h 40 vorm.

Stunde	Minute	Index	Stunde	Minute	Index
0	0	0	4	5	— 7,4
	10	—0,1		20	— 7,8
	20	—0,9		40	— 7,8
	40	—1,8	5	0	— 8,4
1	0	—2,6		20	— 8,9
	20	—3,3		40	— 9,6
	40	—4,4	6	0	—10,4
2	0	—4,9		20	—11,1
	20	—5,3		50	—12,4
	40	—5,9	7	20	—13,4
3	0	—6,4		50	—14,2
	20	—6,8	8	20	—15,4
	40	—7,1		35	—15,8

1) Seine Größe wird durch das Steigen und Sinken eines in einem Indexrohr beweglichen Petroleumtropfens angezeigt.

Bei Dunkelheit ist das Sinken des Index ein noch rascheres als in diffusem Zimmerlicht. Der in der Tabelle II wiedergegebene Versuch ist mit dem gleichen Tier vorgenommen.

Tabelle II (nach Trendelenburg).
Gleiches Exemplar wie bei dem Versuch mit diffusem Zimmerlicht.
Dunkelversuch.

Temperatur 17,2 — 18° C. Beginn des Versuches 8 h 20 vormittags.

Stunde	Minute	Index	Stunde	Minute	Index
0	0	0	2	40	— 9,6
	10	— 1,7	3	5	— 10,2
	20	— 3,2		20	— 10,8
	30	— 4,2		40	— 11,4
	40	— 5,0	4	0	— 12,0
	50	— 5,6		20	— 12,4
1	0	— 6,2		40	— 12,9
	10	— 6,7	5	0	— 13,4
	20	— 7,1		20	— 13,7
	30	— 7,6		40	— 14,1
	40	— 7,8	6	0	— 14,6
	50	— 8,1		30	— 15,0
2	10	— 8,8	7	0	— 15,6
	20	— 9,1			

Ganz anders fällt der Versuch aus, wenn das Tier sich in hellem, diffusem Lichte auf der Loggia der Zoologischen Station in Neapel befindet. Die Kurve steigt dann im entgegengesetzten Sinne und zeigt damit eine Vermehrung des Gasvolumens an, in dem das Tier sich befindet. Es folge zuerst die Tabelle III zu diesem Experiment.

Tabelle III (nach Trendelenburg).
Gleiches Exemplar wie bei dem Dunkelversuch und dem bei Zimmerlicht. Tier in hellem, diffusem Licht.

Photometer 12 Sekunden. Die Temperatur schwankt zwischen 16,2° und 14,2° C.

Stunde	Minute	Index	Stunde	Minute	Index
0	0	0	0	40	+ 6,9
	10	+ 1,5		50	+ 7,9
	15	+ 2,6	1	0	+ 8,7
	20	+ 3,3		10	+ 9,4
	30	+ 5,3		20	+ 9,9

Stunde	Minute	Index
1	30	+ 10,2
	40	+ 10,4
	50	+ 10,8
2	0	+ 11,0
	10	+ 11,2
	20	+ 11,5
	40	+ 11,8
3	0	+ 11,9
Atmosph. Luft in den Respirationsgefäßen erneuert[1]		
	14	+ 11,9
	24	+ 11,8
	34	+ 12,0
	44	+ 12,1
4	4	+ 12,2
	24	+ 12,2
Verdunkelt. Luft abermals erneuert[1]		
	38	+ 12,2
	48	+ 11,6
	58	+ 11,1
5	8	+ 10,8
	18	+ 10,5
	38	+ 9,9
6	18	+ 8,7
7	18	+ 6,3
	48	+ 5,0
8	18	+ 4,3

Aus ihr geht hervor, daß in den ersten $2\frac{1}{2}$ Stunden der Index rasch und stetig steigt, dann aber keine nennenswerte Verschiebung mehr erleidet. Wird jedoch das Tier verdunkelt, so sinkt der Sauerstoffvorrat sofort und unaufhaltsam wieder. Schon Engelmann hatte ja seinerzeit gezeigt, daß ein ganz spontaner zeitlicher Zusammenhang zwischen Belichtung und Assimilisation besteht.

Macht man Parallelversuche mit farblosen Aiptasien, so ergibt sich, daß bei Belichtung und Verdunkelung in gleicher Weise das Gasvolumen abnimmt, daß also im algenfreien Tier kein Einfluß des Lichtes auf den Gaswechsel zu konstatieren ist. Man könnte vermuten, daß die Volumenzunahme zum Teil der Kohlensäureausscheidung der Aktinien zuzuschreiben ist, aber Trendelenburg konnte nachweisen, daß tatsächlich diese Kohlensäure von der Pflanze völlig verbraucht wird, während bei ihrer Sauerstoffproduktion ein Überschuß bleibt. Bei voller Assimilationstätigkeit genügt aber auch diese tierische Kohlensäure den Algen nicht, sondern sie entnehmen dann einen weiteren Teil dem Wasser, das mit belichteten Aktinien versehen, an Kohlensäuregehalt verliert. Trendelenburg berechnete annähernd die Sauerstoffproduktion der Algen in einer Stunde in einer 120 g wiegenden Anemonia sulcata:

Diese verbrauchte im Dunkeln in 1^h	1,52 ccm	Sauerstoff,
die Zunahme im Hellen beträgt in 1^h	5,67 ccm	„
Annähernder Gesamtwert der Sauerstoffproduktion der Algen in 1^h . .	7,19 ccm.	

1) Der Rückgang des Index in die 0-Stellung, der hierbei natürlich eintritt, wurde ausgeglichen, indem der neue Wert der Verschiebung jedesmal zu dem letzten vor der Durchlüftung addiert wurde.

Er hat endlich auch, was für die Beurteilung des Wertes der Symbiose ja von großer Bedeutung ist, die Lichtstärke berechnet, bei der die Algen zu assimilieren anfangen. Diese Grenze scheint ungefähr bei einer Photometerzeit von 35 Sekunden zu liegen, d. h. $^1/_6$ von der Helligkeit zu betragen, die an einem wolkenlosen Tage unter einem von der Sonne beschienenen Leinenschirm auf der einzig schönen Loggia der Neapeler Station zu messen war.

Trendelenburg kommt also auch mit moderner Methodik zu dem Schluß, daß wir gar wohl berechtigt sind, von einer Symbiose zu reden. Die Aktinien können ihren Stoffwechsel der vorhandenen Sauerstoffmenge anpassen, und wenn sie sich etwa in stagnierendem oder stark erwärmtem Wasser befinden, von einer in ihnen lokalisierten Sauerstoffquelle Nutzen haben, die noch dazu um so weniger versagt, je mehr Kohlensäure sich in dem Wasser gesammelt hat. Wenn auch in der Nacht die Bildung von Sauerstoff aufhört, so stehen ihnen doch die vorher an das Wasser abgegebenen überschüssigen Mengen zur Verfügung. Die Algen ihrerseits nützen die tierische Kohlensäure, wenn sie ihnen auch nicht genügt, ihre spezifische pflanzliche Tätigkeit erfährt keine prinzipielle Änderung, insbesondere bewegt sich der assimilatorische Quotient im Bereich der für die freilebenden Pflanzen gültigen Werte. Der Erkenntnis von Geddes, daß hier nichts anderes vorliege, als lediglich ein Spezialfall der überhaupt zwischen Tier- und Pflanzenreich bestehenden Stoffwechselbeziehungen, schließt sich Trendelenburg also völlig an.

Immerhin muß man zugeben, daß der Nutzen, der aus dem Zusammenleben gezogen wird, nach dieser Bilanz nicht so gleichwertig verteilt ist, wie man es eigentlich nach der gewohnten Definition einer Symbiose als eines Zusammenlebens zu wechselseitigem Nutzen erwarten sollte. Der einzige Gewinn der Algen besteht nach ihr ja in der Verwertung der tierischen Kohlensäure, die ihnen aber bei weitem nicht genügt. Hier treten die Pütterschen Untersuchungen als willkommene Ergänzung ein, die vor allem auf den Stickstoffumsatz der algenführenden Aiptasien eingehen. War das Seewasser zufällig ganz frei von Ammoniak, so ergab sich, wie die umstehende Tabelle zeigt, eine sehr geringe Ammoniakausscheidung, bei einem NH_3-Gehalt von 0,113 — 0,226 mg im ganzen Versuch — entsprechend 0,05 — 01 mg in einem Liter Seewasser — keine Abgabe, in zwei weiteren Versuchen mit 0,226 mg NH_3 zu Anfang war schon eine Ammoniakaufnahme zu konstatieren, die bei 1,56 und 1,60 mg Ammoniak noch beträchtlich

Stickstoffumsatz der Aiptasien nach Pütter.

Gehalt des Seewassers an $N \cdot NH_3$	Umsatz an $N \cdot NH_3$ + Ausscheidung — Aufnahme	Zahl der Bestimmungen
0,000	+ 0,113	3
0,113	± 0,000	7
0,226	± 0,000	2
0,226	— 0,113	2
0,570	— 0,228	1
1,56	— 0,89	2
1,60	— 0,93	1

stieg. Diese vier letzten Versuche waren so angestellt worden, daß dem Seewasser künstlich so viel NH_3 zugesetzt wurde, daß der normale Gehalt etwa um das Zehnfache übertroffen wurde. Bei algenfreien Formen hatte Pütter gefunden, daß auf 10,47 Teile verbrauchten Sauerstoff ein Teil Stickstoff ausgeschieden wird, der ganz oder fast ganz als NH_3 erscheint. Diese Abgabe unterbleibt nun also, wie wir sahen, bei normalem NH_3-Gehalt des Seewassers, und bei Erhöhung des Ammoniakgehaltes kommt es sogar zu einer wesentlichen Aufnahme (maximal pro kg organische Trockensubstanz und Stunde 20,5 mg).

Die Erfahrung, daß die Eiweißsynthese der Pflanze, wenn sie auch durch kurzwelliges Licht beschleunigt werden kann, nicht an das Licht gebunden ist, ließ erwarten, daß sich hierbei im Licht und in Dunkelheit keine besonderen Unterschiede ergaben. Weiterhin kam Pütter zu der Anschauung, daß wahrscheinlich nicht nur die N-haltigen, sondern auch die stickstofffreien Endprodukte des Aktinienstoffwechsels, vermutlich in Form von Säuren, von den Symbionten verwertet werden können. Pütter faßt die von ihm gewonnene Vorstellung schließlich in die Worte zusammen: „Die Symbiose besteht also in ihren wesentlichen Zügen darin, daß die Aktinien den Algen den Stickstoff zur Eiweißsynthese in Form von Ammoniak liefern und, besonders im Dunkeln, auch stickstofffreie Kohlenstoffverbindungen als C-Quelle, die im Lichte allerdings überflüssig wird, da die autotrophe Ernährung der Algen einsetzt. Die Alge liefert dagegen den Aktinien gelöste Assimilate und deckt durch diese den ganzen Stickstoffbedarf des Tieres und im Lichte auch den ganzen Kohlenstoffbedarf, während im Dunklen stickstofffreie organische Stoffe aus dem Seewasser resorbiert werden“ —

nach Pütter bezieht Actinia equina 30—40 % ihres Bedarfes in Form gelöster organischer Verbindungen des Seewassers — „und im Verein mit der Assimilation der Algen die Tiere völlig unabhängig von der Zufuhr geformter Nahrung machen."

Dazu kommt noch die in vielen Fällen sicher bedeutungsvolle Sauerstoffdurchspülung des Wirtes und die Verbesserung des umgebenden Wassers durch den an dieses abgegebenen Überschuß.

Durch die Arbeiten Trendelenburgs und Pütters sind wir nun wohl über die physiologische Seite des Problems bei den Aktinien gut unterrichtet, aber wir wissen nicht, inwieweit wir diese speziellen Verhältnisse verallgemeinern dürfen; die in Hinsicht auf eine Reihe von Anpassungen zutage getretenen Verschiedenheiten mahnen uns sogar zur Vorsicht. Deshalb wäre es recht wünschenswert, wenn in ähnlicher sorgfältiger Weise auch andere Formen mit gelben und grünen Algen geprüft würden, unter denen sich allerdings kaum welche finden dürften, die technisch so günstig sind wie die Aktinien.

Das große Interesse, das der tierische Partner an einer hinreichenden Beleuchtung seiner Bewohner hat, legt die Frage nahe, inwieweit er durch positiv phototaktische Reaktionen hierfür Sorge trägt. Tatsächlich zeigt sich, daß dies offenbar alle grünen Organismen des Meeres und des Süßwassers tun. Die grünen Turbellarien des letzteren (Schultze, v. Graff), die Convoluta des Meeres (Geddes), die Hydra viridis und die grünen Infusorien (Entz) gehen dem Lichte nach; die ursächlichen Beziehungen zur Symbiose sind aber nicht immer gleich enge; nach v. Graff tun dies nämlich auch die farblosen rhabdozölen Turbellarien, und Wilson (1891) teilt das gleiche für Hydra fusca mit und meint, man dürfe die Phototaxis der grünen Hydra nicht auf die Algen beziehen, sondern darauf, daß ihre Beute, die Daphnien, Cyclops usw., sich am Lichte sammeln. Für Paramaecium bursaria macht Engelmann genauere Angaben, die dahin lauten, daß bei normalem Sauerstoffgehalt die Tiere nicht zum Licht gehen, bei geringem positiv phototaktisch werden, bei abnorm gesteigertem negativ, wobei es sich natürlich um Reflexbewegungen handelt, an deren Auslösung der im Lichte sich entwickelnde Algensauerstoff entscheidend Anteil hat. Auch für Hydra viridis würden vielleicht genauere Untersuchungen doch ergeben, daß in schlechtem Wasser die im Lichte größere Sauerstoffproduktion das die Wanderung Bestimmende ist.

Schließlich sei noch auf eine Seite des Zusammenlebens die Aufmerksamkeit gelenkt, die gelegentlich als eine mehr zufällige

Nebenwirkung noch eine biologische Rolle spielen kann. Die grüne oder gelblichbraune, den Fremdlingen zu dankende Färbung kann unter Umständen zu einer mimetischen werden; daran hat zuerst v. Graff (1882) gedacht, wenn er meinte, daß Turbellarien sich so auf grünem Grunde unauffällig machen, und Brandt (1883) stimmt ihm hierin völlig bei. „Elysia[1], die gerne auf Ulvenblättern herumkriecht, ist vortrefflich gegen Nachstellungen geschützt, ebenso Hydren und grüne Infusorien, die sich auf Lemnen, Charen und anderen Wasserpflanzen festgesetzt haben.“ Aber natürlich fällt im allgemeinen, insbesondere bei Anwesenheit gelber Zellen, ein solcher Vorteil weg, die Algenfärbung kann auf die Gesamtfärbung praktisch keinen Einfluß haben, wie bei den Radiolarien, oder sogar eher den Wirt auffällig machen, wenn sonst farblose Tiere hierdurch womöglich lebhaft gefärbt werden, wie das bei Cassiopeia der Fall ist. Schließlich haben die Cölenteraten in den Nesselkapseln eine so wirksame Waffe, daß daneben ein mimetischer Schutz überhaupt keine große Rolle spielen kann, ja vielfach auffällige Warnfarben sichtlich angestrebt werden.

9. Allgemeine Betrachtung über die Infektionsverhältnisse und die Innigkeit der Symbiose

Die Übertragungsverhältnisse der Symbionten von einer Generation des Wirtes auf die andere gehören mit zu den interessantesten Kapiteln unseres Stoffes, denn sie gestalten sich geradezu zu einem Gradmesser für die Innigkeit der gegenseitigen Beziehungen und erlauben gewisse Schlüsse auf den Wert, den der Wirt auf seine Gäste legt. Während wir bei Behandlung des zweiten großen Erscheinungskomplexes intrazellularer Symbiose, der von den Insekten betriebenen, sehen werden, daß, von einer einzigen Ausnahme abgesehen, überall bereits die Eizellen innerhalb des mütterlichen Organismus infiziert werden, liegen die Verhältnisse bei der Algensymbiose gerade umgekehrt, die Infektion der Eier stellt den Ausnahmefall dar und in der überwältigenden Mehrheit der Fälle verläßt sich die Natur auf eine Neuinfektion durch den Zufall. Gemildert wird dieser Gegensatz allerdings dadurch, daß es sich, wie wir sehen werden, bei den Insekten um offenbar nicht überall frei vorkommende Spezialisten handelt, die in den tierischen Organismus

1) Hierüber siehe später.

aufgenommen wurden, und daß andererseits die von Protozoen, Cölenteraten und Würmern bevorzugten Algen in der Umgebung der Wirte außerordentlich verbreitet sind. Immerhin ist trotzdem überall dort, wo nicht schon die Eier infiziert werden, eine Erwerbung des Symbionten nicht mit völliger Sicherheit gewährleistet; die verschiedentlichen Fälle, in denen wir ein und dieselbe Tierspezies bei Schwämmen und Cölenteraten gelegentlich auch einmal algenfrei antrafen, beweisen dies.

Gerade durch diese gegenüber später zu schildernden Symbiosen ursprünglichen Verhältnisse erhalten aber die algenbeherbergenden Tiere ein besonderes Interesse. Denn wir können an ihnen erleben, wie eine Tiergruppe sich erst allmählich zu einem innigeren Verhältnis zu ihren Einmietern entschließt.

Was die Protozoen anlangt, so möchte man auf den ersten Blick vermuten, daß hier am ehesten die Verhältnisse so gelagert sein könnten, daß eine immerwährende Kontinuität zwischen Wirt und Gast geschaffen wird. Durch die Summe der ungeschlechtlichen Teilungen werden die Symbionten ohne Schwierigkeiten weitergegeben, wie sie etwa im Metazoenorganismus bei der Knospung neuer Hydranthen persistieren. Auch die Formen, die die geschlechtliche Fortpflanzung annimmt, bringen wenigstens in der Regel keine Komplikationen mit sich, die das Beibehalten der Symbionten in Frage stellten; man denke nur an die Konjugation bei den Ciliaten. Trotzdem wird selbst hier die Kontinuität nicht gewahrt. Wir sahen, daß die Ciliaten und Rhizopoden-Symbionten vielfach unter ungünstigen Verhältnissen ihrer sie vor Verdauung schützenden Antifermente verlustig gehen, daß ferner ein periodisches Austreten gesunder Algen vorkommt und daß die Algen zwar vielfach auch in die Ruhezysten eingehen, unter Umständen aber auch in ihnen verbleichen oder aus solchen ausgestoßen werden. Auf die eine oder andere Weise muß so immer zeitweise ein Teil der Wirte algenfrei gemacht werden, sonst würden im Laufe der Zeit längst alle algenliebenden Formen die ihnen genehmen Gäste für immer gefunden haben. Daß bei allen Protozoen, die zeitweise in Schwärmer- oder Gametenbildung übergehen, damit eine algenfreie Periode ihres Lebens einsetzt, nach der sie auf eine erneute Infektion angewiesen sind, steht außer Zweifel. Die Fortpflanzungsstadien der Radiolarien nehmen ebensowenig Algen mit wie die von Peneroplis oder Trichosphaerium, ja sie können dies zum Teil schon wegen ihrer relativen Kleinheit gar nicht.

Solche Zustände sind mit denen bei Schwämmen und Cölenteraten direkt vergleichbar. Wie dort die Gameten frei blieben, so nehmen hier die Eier in der Regel keine Symbionten auf — die Spermien kommen wegen ihrer Kleinheit ja gar nicht in Betracht — und die jungen Tiere müssen sich durch den Mund neu infizieren. Wenn nun einige Cölenteraten den Algen ihre Eizellen öffnen, so müssen wir darin bereits ein wesentliches Entgegenkommen sehen, denn von Haus aus besteht offenbar eine Art Immunität derselben gegen die Symbionten. Man könnte ja daran denken, daß das ursprüngliche Freibleiben der Eier dadurch zu erklären ist, daß die Stützlamelle, die sie von den Algen trennt, für diese ein unüberwindliches Hindernis darstellt, aber einmal hätten bei den Hydroidpolypen diese schon reichlich Gelegenheit, die im Entoderm, also innerhalb der Lamelle, zu dem Ort ihrer Reife wandernden Geschlechtszellen zu infizieren, und dann sehen wir z. B. bei Sertularella, daß das ganze Ektoderm von den Algen durchsetzt wird und trotzdem nie eine derselben in die Eizelle gelangt. In den Sporosaks mancher Hydroiden bleiben die Eizellen frei, obwohl die Xanthellen in nächster Nähe in Menge liegen. Aus solchen Tatsachen muß man meiner Meinung nach schließen, daß die Geschlechtszellen ursprünglich Abwehreinrichtungen gegen fremde Organismen besitzen, die schädlichen oder auch gleichgültigen Eindringlingen gegenüber sehr am Platze sind, den Zoochlorellen und Zooxanthellen gegenüber aber allmählich aufgegeben werden. Vielleicht handelt es sich im Grunde um die gleichen Faktoren, die den Algen für gewöhnlich den Aufenthalt im Ektoderm unmöglich machen. Pflegen ja dorthin verirrte Symbionten zugrunde zu gehen — von einigen Hydroiden und Aktinien abgesehen — und verfallen bei der Sonderung der Keimblätter in das Ektoderm gelangende Algen der Resorption.

Die Immunität der Geschlechtszellen wird nun, soweit wir bisher die Sachlage überschauen können, niemals generell aufgegeben, sondern nur auf ganz bestimmten, scharf umschriebenen Entwicklungsstadien. Entweder nimmt die wandernde, noch sehr junge Geschlechtszelle die Algen auf und verwehrt die ältere, zur Ruhe gekommene Eizelle den Eintritt (Aglaophenia) oder bleibt umgekehrt das wandernde Stadium frei und setzt die Infektion erst auf einem späteren ein (Halecium). Auch bei dem stets am gleichen Ort bleibenden Ei der Hydra sehen wir, daß dieses ein gewisses Alter erreicht haben muß, bevor der Übertritt der Algen aus dem

Entoderm beginnt. Man muß also wohl schließen, daß die eine Infektion verhindernden oder begünstigenden Faktoren in enger Beziehung zum Reifegrad der Eizellen stehen.

Für eine örtliche Begrenzung in der Zelle, die sich bei höheren Tieren ergeben wird, spricht nichts. Die Algen können offenbar an allen Stellen des Eies eindringen, und wenn sie dies im allgemeinen nur von einer Seite her tun, so ist dies lediglich in der Lage zum Entoderm begründet.

Wie sollen wir uns nun dieses In-die-Eier-Gelangen vorstellen? Darüber besteht augenblicklich keine volle Gewißheit. Man findet die Meinung vertreten, daß die Algen aktiv das Ei aufsuchen oder passiv dorthin getragen werden. In letzterem Fall stellte man sich etwa vor, daß der Nahrungsstrom, der zweifellos an der betreffenden Stelle vom Entoderm zu den wachsenden, dotterspeichernden Eiern ein besonders lebhafter ist, die Algen zu dem Ei hinträgt (Hamann 1882). Hadzi dagegen meint, daß die Algen eine aktive Beweglichkeit besäßen, daß aber lediglich ihr allgemeines Ausdehnungsbedürfnis und der Reiz der gesteigerten Nahrungszufuhr es seien, die ihre Bewegung zu den Eiern hinführten. Zweifellos würde die Annahme einer aktiven Beweglichkeit, die dann womöglich noch durch chemotaktische, vom Ei ausgehende Reize geleitet würde, die Infektion am leichtesten, etwa im Bilde einer Befruchtung, vorstellbar machen. Aber wie soll man sich eine solche bei diesen von einer festen Cellulosemembran allseitig umhüllten, jeglicher Fortbewegungsorgane entbehrenden Algen vorstellen? Darauf gibt Hadzi keine Antwort. Wir haben ja allerdings gehört, daß wenigstens die Zooxanthellen, nicht aber die Zoochlorellen. freibewegliche Flagellatenstadien zu bilden vermögen, aber zur Zeit der Infektion tun sie das bestimmt nicht, sondern beharren in dem Palmellenstadium. Ein einfacher Transport durch den Säftestrom genügt aber auch nicht, um den Vorgang verständlicher zu machen. Warum würde er in dem einen Falle die Algen in das Ei tragen, in einem anderen, in dem die topographischen Verhältnisse ganz die gleichen sind, aber nicht? Und ferner, wie soll der „Strom“, dem selbst die Stützlamelle keine Schwierigkeiten in den Weg legt, die Symbionten durch diese hindurchführen?

Der Faktor des „Ausdehnungsbestrebens“ allein aber genügt ebensowenig, wie der des „Säftestromes“, die Infektion zu erkären, wenn ich ihn auch für wesentlich bedeutsamer halte. Wir haben gesehen, wie ihm vom Wirtsorganismus ein offenkundiger stellen-

weiser Widerstand entgegengesetzt wird. Wir betonten die ursprüngliche Immunität der Eizellen soeben schon; für somatische Bezirke haben wir die gleiche Erfahrung ja vielfältig gemacht; selbst in Fällen, in denen die Eizellen infiziert werden, bleibt das übrige Ektoderm frei; die männlichen Medusen der Millepora werden stets gemieden, ja selbst die Entodermzellen der Tentakeln und Nematophoren mancher Arten. Ich erinnere ferner noch einmal an die komplizierte Verteilung in den Velellenkolonien, wo die Daktylozoide und der Magen frei bleiben, und die Gonozoide nur als Durchgangsstraßen zu den Medusen benutzt werden, in denen wiederum das Entoderm des Magens freibleibt, während die Radiärkanäle aufgesucht werden.

Dem allgemeinen Bestreben, Terrain zu erobern, stehen also für Soma und Geschlechtszellen Hemmungen unbekanter Art seitens des Wirtes gegenüber und nur wenn zu dem Faktor des Ausdehnungsbedürfnisses noch die Aufgabe dieser Hemmungen, die man sich chemischer Natur wird vorstellen dürfen, bezüglich der Eizellen hinzukommt, sind die Bedingungen zu einer Infektion gegeben. Hierzu gesellen sich aber noch zu überwindende mechanische Hindernisse. Es muß die Stützlamelle und die Membran der Eizelle passiert werden, was nur durch eine lokale Lösung desselben erreicht werden kann. Wir sehen auch zu anderen Zeiten im Leben der Hydroidpolypen, daß die Stützlamelle stellenweise für feste Körper passierbar gemacht wird, so wenn die jungen Geschlechtszellen von einem Keimblatt in ein anderes übertreten, oder wenn z. B., wie Goetsch (1920) neuerdings zeigte, bei der Hand in Hand mit Tentakelregeneration gehenden Einschmelzung von Hodenmaterial bei Hydra dieses aus dem äußeren Keimblatt zur Resorption in das innere geleitet wird. Im Falle der Infektion müssen wir uns vorstellen, daß in ähnlicher Weise der tierische Organismus für eine partielle Gangbarkeit der Stützlamelle sorgt und diese von den Algen, die sich infolge des gesteigerten Stoffwechsels dort besonders rasch vermehren, benutzt wird. Sind die Algen physiologisch geschädigt, wie bei den Verdunkelungsversuchen Hadzis mit Hydra, so kommt es, obwohl im übrigen die Bedingungen die gleichen sind, nicht zu einem Übertritt in das Ei. Mit diesen Experimenten wird zum erstenmal der Weg beschritten, die hier vorliegenden Probleme mit exakten Mitteln zu lösen und nur auf solche Weise wird auch in Zukunft, was an diesem interessanten Prozeß noch unklar bleibt, verständlich werden.

Der jeweilige Neuerwerb der Algen bei den Protozoen und die Aufnahme derselben bei den Cölenteraten durch den Mund kann und wird sicherlich auch vielfach durch die Beweglichkeit der freien Flagellatenzustände der Xanthellen erleichtert, in anderen Fällen, und vor allem bei allen Chlorellen, denen geißeltragende Phasen fehlen, bleibt auch hier nur ein passives Gefressenwerden allein übrig. Wo Flagellatenzustände vorkommen, liegt es nahe, daran zu denken, daß chemotaktische Reize die Infektion einigermaßen sichern könnten, wie etwa ähnliche Wechselbeziehungen zwischen parasitischen Pilzen und ihren Opfern bestehen. Tatsächlich haben wir ja auch in den Beobachtungen H. C. Müllers Anhaltspunkte dafür, daß solche bestimmt gerichtete Bewegungen bei Flagellatenstadien von Xanthellen vorkommen, und darauf eingestellte Versuche würden vielleicht noch interessante Aufschlüsse ergeben.

Das Kriterium der Übertragungsweise muß uns zu den gleichen Schlüssen führen, wie die physiologische Betrachtung des Wechselverhältnisses. Wie wir dort feststellten, daß der Grad der gegenseitigen Anpassung ein von Fall zu Fall noch sehr wechselnder ist, mag man nun die Abhängigkeit vom Sauerstoff, die Einstellung der Nahrungsaufnahme, die teilweise Verdauung der Algen oder sonst einen Punkt vergleichend prüfen, so auch hier. Wenn wir die Fülle strengstens durchgeführter Infektionseinrichtungen bei den Insekten kennen gelernt haben, die in ihren jeweiligen Eigenheiten zu durchgreifenden systematischen Charakteristiken geworden sind, wird uns die Labilität der Verhältnisse bei den Algensymbiosen erst recht zum Bewußtsein kommen und uns zusammen mit anderen Momenten, wie vor allem der Lückenhaftigkeit der Verbreitung, zur Vorsicht bei der Beurteilung der Symbiose mahnen. Wir dürfen einen großen Unterschied zwischen den bis jetzt kennengelernten Symbiosen von Tier und Pflanze mit einem großen Teil der im folgenden zu beschreibenden nicht außer acht lassen. Es handelt sich durchweg um Tiere, die ohne Zweifel ohne ihre Symbionten auch auskommen könnten. Wir sehen unter gewöhnlichen Bedingungen keinen Unterschied zwischen algenfreien und algenführenden Arten oder Individuen hinsichtlich ihrer Lebenstüchtigkeit, die Tiere, die durch die Symbionten zweifellos gewisse Vorteile genießen, könnten auch ohne dieselben im Kampfe um das Dasein bestehen und bestehen auch tatsächlich, wie wir auf Schritt und Tritt beobachten konnten.

II. Symbiose bei Würmern

1. Vorkommen von Algen bei Turbellarien

Die Symbiose der rhabdozölen und azölen Turbellarien mit Algen, über die wir ziemlich erschöpfend unterrichtet sind, bietet insofern ein besonderes Interesse, als wir hier einerseits wiederum verschiedene Grade der Innigkeit der gegenseitigen Beziehungen verwirklicht sehen, andererseits aber der Höhepunkt, der erreicht wird, ein gut Teil über das hinausgeht, was wir von den Cölenteraten wissen. Schon früher hatten wir wiederholt zu erwähnen, daß es neben grünen Infusorien, Spongillen und Hydren vor allem Strudelwürmer waren, die sich den ersten Untersuchern des scheinbar tierischen Chlorophylls als günstige Objekte boten. Schultze (1851) wies als erster das Vorhandensein echten Chlorophylls bei Vortex viridis nach, Geddes (1879) benutzte Convoluta für seine grundlegenden Gaswechselversuche, K. Brandt (1881, 1882) erklärte ihre Einschlüsse, ohne sie sehr eingehend studiert zu haben, auf Grund seiner Ergebnisse an anderen grünen Tieren für symbiontische Algen, nachdem man sie vorher entweder für den Sitz eines endogenen Farbstoffes (Geddes) oder für parasitische Organismen (Schultze) gehalten. Für die letztere Auffassung trat auch weiterhin noch Graff (1882) ein; die eingehenden Studien Haberlandts, vor allem aber von Keeble und Gamble an azölen Formen, lassen jedoch an der Existenz eines echten symbiontischen Verhältnisses nicht mehr zweifeln.

Sowohl grüne wie gelbe oder braune Algen leben in Turbellarien, und zwar kennen wir erstere sowohl aus den kleinen, allseitig bewimperten, in Süß- und Seewasser lebenden Arten, die durch den Besitz eines blind endenden Darmrohres ausgezeichnet sind, den rhabdozölen Turbellarien, als auch von vereinzelten Vertretern der Azöla, die ausschließlich marin sind und bei denen der Darmkanal durch ein verdauendes parenchymatöses Gewebe ersetzt ist. Gelbe Zellen aber leben, soweit wir bis jetzt davon Kunde haben, nur in Turbellarien des Meeres, und zwar ausschließlich in einer Reihe azöler Formen.

Der Schilderung der Verteilung der Symbionten im Körper des Wirtes und ihrer Übertragungsweise sei eine Liste der bisher mit

Algen lebend beobachteten Tiere im vornehmlichen Anschluß an den vorzüglichen Kenner dieser Gruppe, L. von Graff, vorangestellt.

1. Acoela. Gelbe oder braune Algen bei allen Arten der Gattung Haplodiscus (L. Böhmig 1895), Convoluta paradoxa Örst. (= C. convoluta), Convoluta bimaculata Graff, Amphichoerus langerhansi Graff; vielleicht gehören hierher auch die orangeroten Flecken von Aphanostoma aurantiacum Verrill und die violettroten von Convoluta grönlandica Levinsen.[1]

   Grüne Algen bei Convoluta schultzii O. Schm., Convoluta roscoffensis Graff.
2. Rhabdocoela. Nur grüne Algen bei Mesostoma viridatum Müll., M. stimulosum Graff, M. minimum Fuhrm., Castrada hofmanni M. Brn., C. neocomensis Volz, C. viridis Volz, C. intermedia Volz, C. chlorea M. Brn., C. tripeti Volz, C. stagnarum, C. lanceola (?), Vortex viridis G. Shaw, V. scoparius O. Schm., V. graffi Hallez, V. penicillus M. Brn., V. triquetrus Fuhrm., Derostoma unipunctatum Örst., D. galizianum O. Schm., D. anophthalmum Vejd., D. typhlops Vejd., D. balticum M. Brn.
3. Alloeocoela. Grüne Algen bei Monocelis viridirostris Sabuss. (marin).

   Gelbe Algen bei Enterostomum zooxanthella Graff (marin).

Von den höheren Turbellarien, den Tricladen und Polycladen kennen wir keine symbiontisch lebenden Formen.

a) Zoochlorellen

Der Sitz der grünen Algen bei den Rhabdozölen sind die Lücken des Mesenchyms, das den Raum zwischen dem Körper- und dem Darmepithel ausfüllt und alle im Bereich des mittleren Keimblattes gelegenen Organe umhüllt und verkittet; dabei pflegen die oberflächlichen Regionen dichter als die tieferliegenden besiedelt zu sein. Die Folge davon ist eine zumeist gleichmäßig sich über das ganze Tier ausbreitende schön lichtgrüne Färbung. Eine Aus-

1) Daß es sich bei den gelben Körpern, die während der Furchung der Eier von Polychoerus caudatus Mark. und Aphanostoma auftreten, im ausgebildeten Tier aber fehlen, auch um Algen handeln könne, wie Graff vermutet, scheint mir nicht sehr wahrscheinlich. Es scheint vielmehr hier ein spezifisches Eipigment vorzuliegen.

nahme macht hierin das seltene Derostoma anophthalmum Vejd., bei dem nach Dorner (1902) die Algen im Körperparenchym nur spärlich vorhanden, die Dotterstöcke aber ganz von ihnen vollgepfropft sind. Ferner hat Monocelis viridirostris Sabuss. (Alloeocoela) seinen Namen davon bekommen, daß hier lediglich das Mesenchym des Vorderendes grüne Algen enthält.

Auch bei den beiden grünen Convoluten sind es Hohlräume zwischen den Parenchymzellen des Wirtes, die die Symbionten einnehmen, und auch bei ihnen ist die Tendenz, sich vor allem unter der Oberfläche auszubreiten, deutlich bemerkbar (Fig. 27). Convoluta roscoffensis, die histologisch zuerst von Delage (1886), dann von Graff (1891, 1903) genau untersucht wurde, wird durch die Algen tiefspinatgrün gefärbt, der vorderste Abschnitt des schlanken, bis 3 mm langen Wurmes, etwa bis zu der Otolithenblase, ist dünner besiedelt, von hier ab ziehen dann vier hellbleibende schmale Längsstreifen, die sich bis in die Gegend der männlichen Geschlechtsöffnung verfolgen lassen und den vier Längsnervenstämmen entsprechen (Fig. 28). Die kleinere Convoluta schultzii, ein mehr eiförmig gedrungenes Tier, ist dagegen gleichmäßig mit den grünen Punkten übersäet.

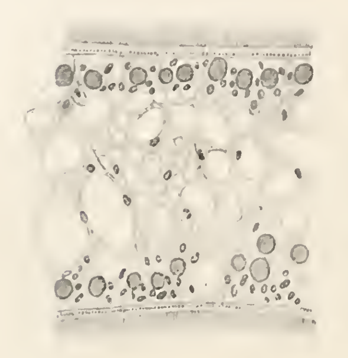


Fig. 27. Querschnitt durch Convoluta roscoffensis mit Zoochlorellen. Nach Graff.

Wie man bei Protozoen und Cölenteraten zu unterscheiden hatte zwischen Tieren, die mit völliger Regelmäßigkeit die ihnen zukommenden Algenarten führten, solchen, die fast stets infiziert waren, solchen, bei denen der algenhaltige Zustand immerhin der häufigere ist und endlich anderen, bei denen er die Ausnahme darstellt, so auch hier. Die beiden Convoluten gehören der ersten Gruppe an, Vortex viridis der zweiten, Mesostoma viridatum, Castrada chlorea, C. tripeti, Vortex scoparius, V. graffi, Derostoma galizianum, D. anophthalmum, D. typhlops der dritten, Vortex triquetrus und Derostoma unipunctatum der vierten. Deutlich geht daraus hervor, wie die Anpassung an eine Algensymbiose, die hier streng genommen allerdings keine intrazellulare ist, in dieser Gruppe in vollem Fluß ist. Wie in den niederen Tierstämmen kommt es vielfach vor, daß von der gleichen Gattung angehörigen Arten

die eine Symbionten führt und die andere stets symbiontenfrei bleibt, selbst wenn beide durcheinander leben. So teilt Sekera (1903) z. B. einmal mit, daß er Vortex hallezii mit Vortex viridis zusammen im gleichen Tümpel fand, ersterer aber doch nie infiziert wurde. Es muß also auch bei diesen Tieren offenkundig erst eine gewisse Empfänglichkeit erworben bzw. Abwehreinrichtungen aufgegeben werden, bevor es zu einem geweblichen Zusammenleben kommen kann.

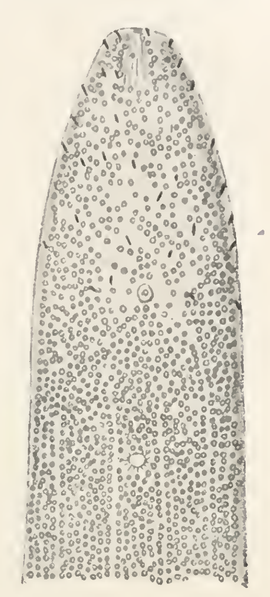


Fig. 28. Vorderende von Convoluta roscoffensis. Nach Graff.

Bei allen Turbellarien — auch den mit gelben Algen verquickten, wie wir vorausgreifend gleich bemerken wollen — unterbleibt eine Infektion der Eizellen durch die Symbionten, so daß sich die jungen Tiere jeweils neu versorgen müssen. Für die Süßwasserarten hat dies Graff zuerst sichergestellt, als es ihm gelang, Vortex viridis aus Eiern farblos aufzuziehen (1884). Aller Wahrscheinlichkeit nach stellt für gewöhnlich der Schlund die Einfallspforte dar, für die darmlosen Convoluten ist dies einwandfrei nachgewiesen, bei den Rhabdozölen müßte man dann folgern, daß hier zunächst das Darmepithel durchwandert wird und so die Algen in das Parenchym gelangen. Die noch zu würdigende Tatsache, daß wir ein marines, darmbesitzendes Strudelwürmchen kennen, bei dem das Darmepithel den dauernden Sitz gelber Algen darstellt, spräche auch in diesem Sinne, vor allem aber auch die Erfahrungen, die man hinsichtlich der Infektionsweise der sich bei manchen Formen schon im Mutterleib entwickelnden dünnschaligen und dotterarmen „Sommereier" gemacht hat. Wenn die Embryonen hierbei ein gewisses Alter erreicht haben, treten nämlich bereits Zoochlorellen durch den Pharynx in den Darm und von da in das Parenchym über (Silliman 1885 bei Mes. viridatum, Dorner 1902 bei Cast. hofmanni, Luther 1904 bei M. minimum).

Auf der anderen Seite liegen Beobachtungen an Rhabdozölen vor, die es immerhin sehr wohl möglich erscheinen lassen, daß auch ein anderer, sonst ganz ungewöhnlicher Weg eingeschlagen werden kann, indem die Geschlechtsöffnung von den Algen benutzt wird. Sekera (1903) fand bei Vortex viridis, daß die frisch aus-

geschlüpften Tiere (Anfang März), die noch keine Geschlechtsorgane und keine Geschlechtsöffnung besitzen, völlig farblos sind; sobald aber beides vorhanden ist, treten auch die ersten Algen auf, die in Gestalt feiner Streifen von hinten nach vorne ziehen; bei anderen wieder liegen um die neugebildete Öffnung eine oder mehrere Algengruppen. Im Verlauf einer Woche aber ist von hier ausgehend der ganze Körper der Tiere grün gefärbt. Der gleiche Autor hatte auch schon früher (1886) mitgeteilt, daß er bei Derostoma typhlops die Symbionten zuerst in der Gegend der Geschlechtsorgane und speziell nach der Eiablage erscheinen sah; und Zykoff (1892) konnte dies bei einer anderen Derostoma-Art (unipunctatum) bestätigen. Auch bei Derostoma galizianum, wo die Geschlechtsöffnung fast in der Mitte des Tieres liegt, findet man Individuen, in denen sich die Symbionten von hier nach vorne um den Pharynx und nach hinten über den Darm auszubreiten suchen (Sekera 1903).

Da, wie wir sogleich sehen werden, die Verhältnisse bei den Convoluten zweifellos anders liegen, wäre eine genauere Prüfung dieses vielleicht ganz vereinzelt dastehenden, aber jedenfalls im Bereich des Möglichen liegenden Infektionsmodus recht wünschenswert.

Bei Convoluta roscoffensis ist die Infektion von Keeble und Gamble (1903, 1907) sehr sorgfältig studiert worden. Daß auch hier frisch geschlüpfte Larven farblos sind, konnte bereits Georgewitsch (1889) feststellen. Allerdings starben seine in filtriertem Seewasser gehaltenen Larven schon nach drei Tagen ab und es bestünde somit tatsächlich immer noch die Möglichkeit, an die Haberlandt einmal gedacht hat, daß das Ei doch bereits farblose Symbiontenstadien vom Muttertier mitbekommen hat, ähnlich, wie Pflanzen farblose Chloroplasten mitgegeben werden, die nur noch nicht genug Zeit gehabt hätten, wieder zu ergrünen.

Die beiden englischen Forscher haben aber mannigfache, zielbewußte Experimente nach dieser Richtung angestellt, die ergaben, daß, wenn man die Kokons, in denen eine Anzahl befruchteter Eier gemeinsam abgelegt werden, in gewöhnlichem, unfiltrierten Seewasser beläßt, nach zwei bis drei Tagen alle anfangs farblosen Larven in gleicher Weise ergrünen. Überträgt man die Gelege jedoch, nachdem man sie sorgfältig abgespült hat, in filtriertes Seewasser, so bleibt ein Teil der Larven farblos, ein anderer, und zwar bald mehr, bald weniger Tiere, werden schließlich doch noch grün. Von der Vorstellung einer Neuinfektion ausgehend, machen es solche Ergebnisse wahrscheinlich, daß mit den Kokons doch

noch vereinzelte Algen übergeführt worden sind, und die mikroskopische Untersuchung ergab tatsächlich, daß etwa einen Tag nach der Ablage der Kokons dieselben schon mit zahllosen Algen behaftet waren (Fig. 29). Um mit Sicherheit farblose Tiere zu erhalten, ist man also genötigt, die Jungen im Augenblick des Schlüpfens zu isolieren und in filtriertem Wasser aufzuziehen, und tatsächlich erwies sich dies auch als der einzige völlig sichere Weg.

So blieb nur noch die Frage nach der Herkunft der die Eikapseln besudelnden Algen zu lösen, insbesondere Antwort



Fig. 29. Kokon von Convoluta roscoffensis mit den Symbionten. Nach Keeble und Gamble.

darauf zu geben, ob hierbei nicht doch auf irgendeine Weise die Kontinuität der Symbionten des Muttertieres und der Nachkommen gewährleistet wird. An sich wäre es ja sehr wohl denkbar, daß besondere Einrichtungen getroffen würden, um bei der Kokonbildung eine Anzahl mütterliche Algen freizumachen und auf die Hülle zu bringen, wie wir etwas Ähnliches später bei gewissen Insekten tatsächlich kennen lernen werden, bei denen eigens eine Art Schmierdrüse gebildet wird, die symbiontische Hefepilze bzw. Bakterien im Augenblick der Eiablage auf die Außenseite der Eischale befördert. Bei Convoluta ist jedoch etwas Derartiges nicht der Fall, ja die Anpassung der Algen an das Wirtsgewebe ist, wir werden

darauf noch zurückkommen, sogar eine so innige, daß überhaupt aus diesem, etwa durch häufig bei der Eiablage entstehende Risse, freiwerdende Symbionten nicht befähigt sind, als Ausgangsmaterial für eine Neuinfektion zu dienen. Farblose Larven, in filtriertem Seewasser mit erwachsenen grünen Tieren gehalten, bleiben daher trotzdem farblos. Auch die Möglichkeit, daß vielleicht jeweils besondere nicht zu weitgehend entartete mütterliche Symbionten bei der Eiablage mitgegeben werden, ist auszuscheiden, es handelt sich vielmehr um vordem massenhaft frei im Seewasser und insbesondere auf dem Körper der Eier ablegenden Tiere lebende Algen, die durch chemotaktische, von den Kokons ausgehende Reize an diese mit großer Sicherheit hingelenkt werden. Daß solche Reize bestehen, ließ sich auf das schönste im hängenden Tropfen feststellen, wo die beweglichen Flagellatenzustände sich alsbald der Kapsel nähern und in die gallertige Wandung einbetten. Bringt man in ein Gefäß mit filtriertem Seewasser und einer Anzahl Kokons eine Öse voll Flagellaten, so kann man sicher sein, in Kürze auf jedem derselben Algen zu finden. Offenbar bietet sich ihnen hier auch ein vorzüglicher Nährboden, denn sie fangen alsbald an, sich lebhaft zu vermehren.

Mit diesen Erfahrungen Keebles und Gambles über die Übertragung der Symbionten stimmt überein, daß es schon Haberlandt nicht möglich war, bereits im Wirte lebende Zustände der Alge außerhalb desselben weiter zu züchten. Bei Rhabdozölen scheint dies jedoch durchführbar zu sein; wenigstens gibt Sekera (1903) an, daß die Symbionten von Vortex viridis, ähnlich denen so vieler Protozoen und Cölenteraten, nach dem Tode des Wirtes sehr wohl weiterleben können, vorher membranlos, hierbei eine farblose Membran erhalten und im Uhrschälchen alsbald einen feinen grünen Überzug bilden. Auch Keeble und Gamble kommen (auf Grund zahlreicher vergeblicher Versuche von Miss Chick) zu dem Schluß, daß die Anpassung der Convoluta roscoffensis-Symbionten an ihren Wirt so weit fortgeschritten ist, daß ihnen ein selbständiges Leben nicht mehr möglich ist.

Anders liegen die Dinge jedoch, wenn man freilebende, infektionstüchtige Zustände als Ausgangsmaterial nimmt. Isoliert man z. B. die von den Larven verlassenen Kokons in filtriertem Seewasser, so entwickeln sich in ihnen häufig große, fast den ganzen Kokon einnehmende Ballen, die sich aus zahllosen, den Symbionten ähnlichen Flagellaten zusammengesetzt erwiesen. Daß sie wirklich

mit diesen identisch sind, ergeben mit ihnen angestellte Infektionsversuche: künstlich farblos gehaltene Convoluten werden durch Zusatz derselben grün, während die Kontrolltiere symbiontenfrei bleiben.

Normalerweise ist jedoch Ausgangspunkt der Infektion weder der freischwimmende Flagellatenzustand, noch der daneben vorkommende grüne geißellose Ruhezustand, sondern ähnliche farblose, neben den grünen auf den Cysten sich findende Formen; entweder liegt dann eine einzige kleine derartige Zelle oder eine größere, eben zweigeteilte, je nachdem ob dieser Teilungsschritt schon vor der Infektion durchgeführt wurde oder nicht, in der zentralen Vakuole des entodermalen, den Darm vertretenden Syncytiums. In ersterem Falle teilt sich dieselbe noch in vier, in letzterem in acht Tochterzellen, die hierauf auseinanderrücken und ganz bestimmte Plätze im Tier einnehmen, eine jederseits hinter der Otocyste und eine jederseits ungefähr in der Mitte des Körpers. Sie stellen nun, in hellen Vakuolen gelegen, die Ausgangspunkte für die allmähliche Besiedelung des Turbellars dar, wobei der Leukoplast der Algen zunächst gelblich wird und schließlich seine tiefgrüne Färbung erhält. Mit dem Alter nimmt die Zahl der Symbionten rasch zu, bis der bereits geschilderte Zustand der Füllung erreicht und der symbiontische Zyklus geschlossen ist.

Dank den Untersuchungen Haberlandts und Keebles und Gambles besitzen wir jedoch auch genaue Kenntnis von dem Bau der meist grünen, zeitweise aber auch farblosen Flagellaten, die insofern ein besonderes Interesse bieten, als sie in einer ganzen Reihe verschiedener Zustände auftreten. Gehen wir von den im Wirtsgewebe lebenden Formen aus, so ergibt sich die überraschende Tatsache, daß sich die innige, aus den Experimenten erschlossene Anpassung an diese Umgebung auch morphologisch äußert. Bereits Haberlandt stellte fest, daß den grünen Zellen eine Membran abgeht; es handelt sich um nackte, d. h. nur von einer Plasmahaut begrenzte Gebilde, die entsprechend eine konstante Form vermissen lassen. Schon am lebenden Tier erkennt man, daß durch die Kontraktionen der Muskulatur den Algen amöbengleich allerlei Gestalten

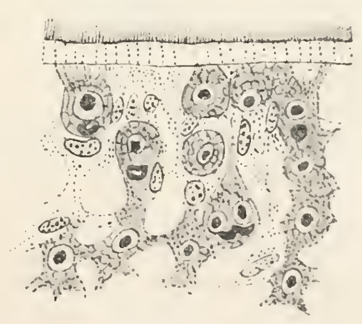


Fig. 30. Schnitt durch die Oberfläche von Convoluta roscoffensis. Nach Keeble und Gamble.

aufgezwungen werden, ja wie sie unter Umständen geradezu zu Fäden ausgezogen werden können. Auf Schnitten erscheinen daher auch alle möglichen rundlichen, birnförmigen, sternförmigen Figuren, die mit der Umgebung in innigem Kontakt stehen (Fig. 30). Das Plasma ist keineswegs, wie es auf den ersten Blick dünkt, allerseits grün gefärbt, sondern das Grün ist auf ein allerdings den größten Teil der Zelle einnehmendes meist schalenförmiges Chromatophor beschränkt, das ein großes polygonales oder unregelmäßig gestaltetes Pyrenoid umschließt. Neben dieses kommt exzentrisch der Kern zu liegen. Stärke umhüllt, wenn vorhanden, was keineswegs immer der Fall ist, in beträchtlicher Menge das Pyrenoid und durchsetzt außerdem als kleine Stäbchen und Körnchen das Chromatophor.

Eine solche unbestimmte Gestalt erhalten die sonst ovalen Algen erst kurz nach dem Eindringen in das tierische Gewebe. Ursache dieses Formenwechsels ist zweifellos die damit eintretende Änderung der osmotischen Bedingungen; denn man darf nur die freilebenden, ovalen Algen in eine Flüssigkeit von niederem osmotischen Druck, etwa in verdünntes Seewasser, übertragen, um ganz die gleichen Bilder zu erhalten.

Nach Keeble und Gamble geht die Entartung der Symbionten, soweit sie morphologisch faßbar ist, noch ein gutes Stück weiter. In den reich mit Algen erfüllten Tieren sind nach ihren Beobachtungen dieselben teils kernhaltig, teils findet man an Stelle des Kernes nur einen Körnchenhaufen, teils sind sie völlig kernlos; ein allmählicher „Diminutionsprozeß", der anfänglich noch Zellteilungen erlauben mag, später aber vielleicht zu Teilungsunfähigkeit führt, ließ den einfach gebauten Kern schließlich ganz schwinden. Man wird an die kernlosen Blutkörperchen erinnert, die funktionell ähnlich einseitig differenziert und von beschränkter Lebensdauer sind, wie die Symbionten mit ihren einseitigen photosynthetischen Aufgaben. Durch feine Fortsätze sollen solche kernlose Algen mit benachbarten Mesenchymzellen in Verbindung stehen, deren großer Kern sich ihr dann besonders dicht anlegt und einen funktionellen Ersatz zu bieten imstande sein soll. Die beiden Autoren sind selbst der Ansicht, daß diese eigenartigen Ergebnisse noch weiterer Prüfung bedürfen.

Jedenfalls macht das Studium der Morphologie der Algen ihr ungewöhnliches Aufgehen in dem Organismus des Wirtes erst recht deutlich und man versteht nun, warum sie, sei es, daß man Tiere zerzupft oder sie einfach absterben läßt, mit zugrunde gehen

müssen. Haberlandt dachte sogar, wie erwähnt, an eine noch weitergehende Einfügung derselben, wenn es ihm wahrscheinlich dünkte, daß farblose Chloroplasten auf dem Wege des Eies die Verbindung zwischen den grünen Zellen zweier Generationen herstellen. Ausgehend von der gelegentlich von Schimper angedeuteten Möglichkeit, daß die Chromatophoren der grünen Pflanzen Endzustände hochgradig angepaßter grüner Algen mit farblosen Pflanzen sein könnten, ein Gedanke, der, wie wir noch sehen werden, von Portier in etwas anderer Form wieder aufgegriffen wird, spielt er mit der Vorstellung, daß Convoluta ein Übergangsstadium aus einer ähnlichen Anpassungsreihe an tierisches Milieu sein möge, die mit einer endlichen Herabsetzung des Symbionten zu einem regelrechten tierischen Zellorganell enden könnte. Allein schon der Nachweis einer steten, auf vollwertige Algen zurückgehenden Neuinfektion der jungen Tiere entzieht solchen zu weit gehenden Spekulationen den Boden.

Stellen wir nun den symbiontischen Formen, die wir als eine Art Palmellaform auffassen können, die freischwimmenden, geißeltragenden gegenüber, wie man sie von den Kokons abzüchten kann, und die mit den ersteren, wie die künstlichen Infektionen lehrten, identisch sind. Unter ihnen kann man zwei Typen unterscheiden, größere, etwa 16 μ lange, von Keeble und Gamble Makrocyten genannt, und fast nur halb so große „Mikrocyten". Beide sind mit vier gleichlangen Geißeln ausgerüstet, die am vorderen Ende entspringen und doppelt so lang sind als der Zellleib. In beiden liegt ein glockenförmiges Chromatophor, ein Pyrenoid und vorne seitlich ein Augenfleck. Die Oberflächenbegrenzung ist äußerst zart und ergibt keine Zellulose-, wohl aber eine schwache Chitinreaktion. Beide Typen sind ausgesprochen positiv phototaktisch und beide sind befähigt, sich mit einer mehr oder weniger dicken Schleimhülle zu umgeben, die Geißeln abzuwerfen und so in unbewegliche Stadien überzugehen (Fig. 31).



Fig. 31. Freischwimmendes Stadium der Convoluta roscoffensis-Symbionten (größere Form). Nach Keeble und Gamble.

Diese dritte Phase ist außerordentlich variabel hinsichtlich Gestalt und Verhalten. Unter Umständen wird keine dicke Hülle gebildet; dann setzen alsbald innerhalb der mütterlichen Zellhaut Längsteilungen ein, die zwei bis vier rasch wieder ausschwärmende, geißelführende Tochterzellen hervorgehen lassen; oder es werden dickwandige, kugelrunde Cysten gebildet, in denen das Pyrenoid völlig in kleine Körnchen zerstäubt und die erst nach einer Periode der Ruhe wieder vier ovalen Tochterzellen den Ursprung geben, die aber zunächst weder Geißeln noch Pyrenoid besitzen. Endlich können derartige Zellen völlig farblos werden, wobei dann Pyrenoid und Augenfleck nicht mehr zu erkennen sind. Auch Kopulationscysten mit zwei gleich großen oder verschieden großen Partnern kommen vor.

Die runden, einförmig grünen, abgekapselten Stadien bilden unter lebhafter Vermehrung ausgedehnte, kolonieartige, durch reichliche Schleimmassen zusammengehaltene Verbände (Palmella). Grüne und farblose Zellen kommen etwa gleich häufig vor, spontan vermag ein Zustand in den anderen überzugehen. Eine solche Labilität besteht bei anderen Algen, die im Zygotenstadium ihr Grün verlieren, nicht, aber es leuchtet ein, daß das Vorhandensein einer saprophytisch sich ernährenden, im Dunkeln gedeihenden Form neben einer holophytisch an das Licht gebundenen die Lebensmöglichkeiten einer Art außerordentlich erweitert, und es ist vielleicht kein Zufall, daß die Lebensweise der Convoluta roscoffensis selbst ebenfalls zu einer periodischen Verdunkelung der Tiere führt. Kein anderes acöles oder rhabdocöles Turbellar tritt in solcher Menge wie dieses auf; an den von ihm bevorzugten Plätzen, den bei Ebbe zurückbleibenden Tümpeln, kann man sie als dicke grüne Masse mit Löffeln schöpfen. Kommt die Flut oder schlechtes Wetter oder erschüttert man den Boden, so verkriechen sie sich allesamt in den Sand, eine Wanderung, die interessanterweise auch noch eine gute Weile in den den Gezeiten entsprechenden Abständen im Laboratorium ausgeführt wird (Bohn 1903)[1]. Die auf und in den Tieren lebenden Algen kommen damit für manche Stunden des Tages, die auf der Gallerte der Kokons, die in den Sand abgelegt werden, für einige Tage in die Dunkelheit; Be-

1) 14 Flutzeiten hindurch konnte Bohn diese Wanderungen im Laboratorium unabhängig von allen anderen Reizen feststellen; andere littorale Organismen zeigen das gleiche. So steigt Hediste diversicolor (Annelide) im Aquarium aus dem Sand, wenn die steigende Flut ihr Wohngebiet zu überschwemmen beginnt.

dingungen, denen insbesondere die saprophytischen Zustände, denen der Detritus zur Verfügung steht, leicht gewachsen sind.

Welches ist nun die systematische Stellung der Convoluta roscoffensis-Symbionten? Alles spricht dafür, daß es sich um einen primitiven Vertreter der Chlamydomonaden handelt; sie in ein bestimmtes Genus einzureihen, zögern Keeble und Gamble jedoch. Nach ihrer Meinung stehen sie noch am nächsten der Gattung Carteria, von der sie sich aber doch durch eine Reihe von Merkmalen unterscheiden. Sie lassen die beiden bei Carteria beobachteten kontraktilen Vakuolen vermissen, ferner stellen bei ihnen die großen wie die kleinen Formen offenbar nur fakultative Gameten dar, während sonst derartige Unterschiede darauf zurückzuführen sind, daß die großen Zellen vegetative Stadien, die kleinen Gameten repräsentieren; endlich fügt sich in die Gattung Carteria nicht recht ein, daß gelegentlich Palmellastadien vorkommen, bei denen die Zellen in das Ende von regelmäßige Zuwachsstreifen zeigenden, sich verästelnden Gallertstielen eingebettet sind, was dagegen bei anderen Chlamydomonaden der Fall ist.

Hier wäre nun der Platz, die übrigen grünen Turbellariensymbionten mit denen von roscoffensis zu vergleichen. Leider sind wir aber über diese ungleich mangelhafter unterrichtet. Hinsichtlich der Inwohner von Convoluta schultzii O. Schm. darf man wohl vermuten, daß es sich auch um eine nahestehende oder gar identische Chlamydomonade handelt; über den feineren Bau der Algen der ebenfalls marinen Monocelis wissen wir nichts. Die dürftigen Angaben über die grünen Bewohner von Süßwasserturbellarien aber sind nicht ausreichend, um etwas Bestimmtes über ihre Stellung zu sagen. Sie sind regelmäßig rund, seltener eiförmig, bei Vortex viridis nach Graff 2,5—5 μ im Durchmesser betragend, ihr grüner Farbstoff durchtränkt nicht, wie die älteren Autoren meinten, gleichmäßig die Zelle, sondern ist an einen Chloroplasten gebunden, der nach Luther (1904) muldenförmig oder als an einer Seite offene Hohlkugel eine zentrale farblose Plasmamasse umgibt, die den Kern führt. Die Jodprobe macht zahlreiche kleinste Stärkekörnchen deutlich. Ein Pyrenoid suchte Luther vergeblich. Brandt versichert, daß die von ihm untersuchten grünen Körper einer Süßwasserplanarie ganz den Symbionten der Spongillen glichen, aber eine genauere vergleichende Untersuchung etwa der Vortex-Symbionten mit den Chlorellen der Hydra oder der Protozoen wäre doch recht wünschenswert. Bis dahin hat es als höchst wahrscheinlich

zu gelten, daß die grünen Algen der marinen und der Süßwasserturbellarien eine verschiedene systematische Stellung einnehmen und daß die ersteren Chlamydomonaden, die letzteren chlorellaartige Algen, also Protococcaceen, darstellen.

β) Zooxanthellen

„Gelbe Zellen" sind bis jetzt nur bei marinen Turbellarien bekannt geworden, und zwar bei einer ganzen Anzahl acöler Formen und bei einer allöocölen. Rhabdocölen mit gelben oder braunen Algen hat man bis jetzt nicht gefunden. Vor allem führen alle Haplodiscus-Arten gelbe Symbionten. Nachdem Weldon (1889) solche schon bei seinem Haplodiscus niger entdeckt hatte, machte Böhmig (1895) die Erfahrung, daß sie auch bei sechs weiteren von ihm beschriebenen Arten nicht vermißt werden. Sie durchsetzen mehr oder minder zahlreich die verschiedenen Gewebe und bevorzugen hierbei vornehmlich die Randschichten des Parenchyms, die Keimdrüsen und den sogenannten postzerebralen Zellhaufen. Bei Amphichoerus langerhansi kommen sie zudem auch im Gehirn und in den Wandungen des Penis und Pharynx vor; dorsal sind sie hier viel zahlreicher als auf der Ventralseite, so daß diese viel heller erscheint, während im übrigen die Färbung des Tieres je nach der Menge der Symbionten eine gelbe bis olivenbraune ist (Graff, 1902). Auch bei Convoluta paradoxa (= C. convoluta aut.) schwankt die Färbung des Wirtes entsprechend der Menge der Inwohner des Parenchyms und der Ovarien, die — schon von Schmidt (1861) gesehen — sich bis zur gegenseitigen Berührung drängen können, von gelb bis dunkelbraun. Bevor wir jedoch auf die Einzelheiten, die über die Symbiose dieses Tieres durch Keeble (1908) bekannt geworden sind, näher eingehen, sei noch auf das interessante Enterostomum zooxanthella Graff hingewiesen, das sich vor allen anderen Turbellarien dadurch auszeichnet, daß hier die Zellen des Darmepithels bewohnt werden. Graff (1886) fand das teils infolge von Pigment, teils durch die Algen bräunliche Tier in Lesina, wo es zu Dutzenden auf den Ulven schwimmt. Jede seiner Darmzellen enthält meist 1—3 kugelrunde, 7—9 μ im Durchmesser betragende Algen, so daß im ganzen Hunderte in einem Wurm leben. Selten nur trifft man Exemplare mit 50—60 Stück. Nach ihrem Entdecker sind sie von den gelben Zellen anderer Turbellarien verschieden und ähneln „in Form und Größe zum

Verwechseln denen der Aktinien". Eine erneute Untersuchung dieser eigenartigen Symbiose wäre zu begrüßen.

Es seien nun noch die Befunde Keebles an Convoluta paradoxa eingehender gewürdigt. Die gelben Algen sind für diese Art ein ebenso konstantes Merkmal wie die grünen für Convoluta roscoffensis, in den Einzelheiten weichen beide Tiere jedoch sehr voneinander ab. Wenn die paradoxa-Symbionten auch nicht so dicht gelagert sind wie die von roscoffensis, die geradezu ein zusammenhängendes grünes Gewebe vortäuschen können, so sind sie doch auch im erwachsenen Tier in großer Zahl vorhanden; auch an ihnen konstatiert man, obwohl sie auch in die tieferliegenden Regionen einsinken, die Vorliebe für die oberflächlichen Schichten des Parenchyms. Wie bei roscoffensis und allen anderen Turbellarien sind die Larven, wenn sie den auch hier in Kokons vereinten Eiern entschlüpfen, algenfrei. Während es aber nun bei dieser schwer war, eine Infektion zu verhindern, ist es umgekehrt bei paradoxa unter künstlichen Bedingungen nicht leicht, sie herbeizuführen. Befinden sich die Kokons in gewöhnlichem Seewasser, so bleiben nämlich die Larven farblos, sie nehmen dabei die reichlich vorhandene Nahrung, Diatomeen, kleine Krustazeen usw. in Menge auf, wachsen aber trotzdem nicht nur nicht heran, sondern werden sogar, ohne sich weiter zu entwickeln, nach den genauen Messungen Keebles immer kleiner. Um eine Infektion zu erlangen, genügt es auch nicht, das Wasser der paradoxa-Zone zu entnehmen, als unbedingt nötig stellte sich vielmehr heraus, daß man Tang von dort der Kultur zufügt und diesen womöglich die ersten Tage wiederholt wechselt. Damit erst werden den Larven die freilebenden Infektionsstadien geboten.

Das früheste Stadium der Verquickung stellen Larven dar, die neben reichlicher Nahrung eine einzige blaßgelbe Alge enthalten (Fig. 32). Einmal aufgenommen vermehrt sich diese rapide. In der freien Natur sind die Infektionsbedingungen offenbar wesentlich günstiger, denn hier trifft man ja nie auf algenfreie Tiere, wobei allerdings zu berücksichtigen ist, daß nicht infizierte Tiere dem raschen Untergang verfallen sind.

Die Algen selbst sind oval, die Zellwand ist wieder außerordentlich dünn, der runde Kern liegt im Zentrum, wandständig sind dagegen zahlreiche braune, unregelmäßig polygonale Chromatophoren angeordnet, die einem farblosen Plasma eingebettet sind. Untersucht man einige Zeit nach dem Fang, so findet man ge-

legentlich außerdem noch farblose, lichtbrechende Einschlüsse, die nach den angestellten Reaktionen aber nicht etwa Stärke, sondern eine fettartige Substanz darstellen, die im Gefolge der Photosynthese auftritt und im Dunkeln oder unter schlechten Laboratoriumsbedingungen rasch schwindet. Damit steht es im Zusammenhang, daß Tiere, die unmittelbar nach dem Fang, also nach einer Periode bester Belichtung, geprüft werden, die gleichen Tropfen in ihren Algen stets in großer Menge führen. In ihnen bieten die Symbionten auch insofern ein anderes Bild. als sich an ihrem vorderen Ende nun eine große, fast die Hälfte der Zelle einnehmende Vakuole gebildet hat, in der häufig Fetttropfen eingeschlossen sind, die sich dann gleichzeitig auch in großer Menge in ganz der gleichen Gestalt und mit dem gleichen Lichtbrechungsvermögen zwischen den Algen im Gewebe des Wirtes finden.



Fig. 32. Larve von Convoluta paradoxa, mit viel Nahrung und dem ersten eben eingedrungenen Symbionten rechts; in der Mitte der Pharynx. Nach Keeble.

Ebensowenig, wie bei Convoluta roscoffensis, gelang bis jetzt eine Weiterzucht der aus dem Wirt befreiten Symbionten. Das normalerweise freilebende Stadium aber, das auch die Kokons nicht in der Weise, wie bei roscoffensis, aufsucht, ist bis jetzt nicht zur Beobachtung gekommen. Die systematische Stellung kann deshalb auch nicht mit Sicherheit angegeben werden. Während wir die gelben Zellen der Radiolarien und Cölenteraten zu den Cryptomonaden rechnen müssen, und nach den Angaben Graffs die von Enterostomum vielleicht auch dahin gehören, meint Keeble, daß die Bewohner der Convoluta paradoxa wohl eher unter die Chrysomonaden einzureihen seien.

Was uns Böhmig über den feineren Bau der Haplodiscus-Symbionten mitteilt, läßt jedenfalls den Schluß zu, daß sie nicht mit den eben geschilderten identisch sind, verlangt aber nach eingehenderer Untersuchung. Er beschreibt sie als runde oder ovale Zellen (8—21,9 μ), mit großem, exzentrisch gelegenem Kern, ein oder zwei Pyrenoiden und wechselnd reichlicher körniger oder stäbchenförmiger Stärke. Über die Gestalt des Chromatophors ist nichts Sicheres zu entnehmen.

γ) Physiologie des Zusammenlebens

Die Vorstellungen, die sich Brandt, Geddes und ihre Nachfolger über das gegenseitige Abhängigkeitsverhältnis der symbiontischen Algen zu ihren Wirten gemacht hatten und die wir in den vorangehenden Abschnitten dargelegt haben, wurden gewonnen, bevor man die Turbellariensymbionten so gründlich kannte wie heute. Erfreulicherweise wird die Unsicherheit, die stellenweise hinsichtlich der Verteilung der ernährungsphysiologischen Rollen in ihrem Ideengebäude noch bestand, in mehrfacher Hinsicht durch die schönen Ergebnisse Keebles und Gambles beseitigt und der Gedanke, daß aus einem Zusammenleben von chlorophyllhaltigen Pflanzen mit Tieren ein für die letzteren unentbehrliches Bündnis sich entwickeln kann, zu einer unumstößlichen Tatsache.

Wie wir manchen scheinbaren Widerspruch hinsichtlich des Verhaltens der Algen bei Protozoen, Schwämmen und Cölenteraten dadurch erklären zu können glaubten, daß von Fall zu Fall ganz verschiedene Grade der gegenseitigen Anpassung fixiert worden sind, so ist dies auch bei den Turbellarien der Fall. Am lockersten ist zweifellos die Symbiose bei den bald infizierten, bald farblosen Süßwasserformen, und selbst nahezu stets grüne Arten, wie Vortex viridis, müssen hinter Convoluta zurückstehen. Kommt ja, wie wir sahen, auch Vortex viridis gelegentlich ohne Symbionten vor, ohne daß eine sichtliche Beeinträchtigung der Tiere zu erkennen wäre. Im Dezember und Januar fand Schultze die weißen zwischen den grünen sogar relativ häufig und auch Graff begegnete farblosen Individuen.

Die allgemeinen Überlegungen über Vorteile, die die assimilierenden Inwohner in dem tierischen Milieu haben müssen, und über die Verwertbarkeit ihrer Assimilate und des ausgeatmeten Sauerstoffes, die wir früher angestellt, gelten natürlich auch hier; hat ja gerade an Turbellarien Geddes zuerst die Abgabe wesentlicher Sauerstoffmengen mit Sicherheit festgestellt. Wie bei anderen „Zoochlorellen"- und „Zooxanthellen"-Tieren gelingt es, die Wirte

durch Verdunkelung farblos zu machen. Graff konnte aber bereits konstatieren, daß solche Vortex viridis, die am siebenten Tage verblaßt waren, am achtzehnten schon alle tot waren, andererseits aber die Tiere grün und mit Licht 4—5 Wochen am Leben erhalten werden können. Seine Auffassung, daß es sich trotzdem um „Parasiten" handle, mußte er angesichts der Beobachtungen von Haberlandt, Gamble und Keeble später selbst zurückziehen. Denn diese haben ja nicht nur die bei Convoluten ungleich innigere morphologische Einordnung in das Turbellariengewebe und ihre physiologische Entartung kennen gelehrt, die so weit geht, daß sie außerhalb des Wirtes nicht mehr lebensfähig sind, sondern auch eine Reihe weiterer Fesstellungen gemacht, die den Schluß zulassen, daß die nie algenfrei gefundenen Convoluta roscoffensis und paradoxa im Gegensatz zu Vortex viridis ohne ihre Algen selbst unter sonst günstigen Bedingungen nicht mehr lebensfähig sind.

Im einzelnen unterscheiden sich die beiden Tiere wesentlich voneinander; bei roscoffensis ist die Abhängigkeit noch um einen Grad inniger als bei paradoxa, weshalb auf letztere zuerst näher eingegangen sei Paradoxa nimmt während ihres ganzen Lebens noch reichlich Nahrung auf, Diatomeen, Copepoden, alle möglichen Algen und dergleichen werden in Menge verschlungen, aber trotzdem ist eine Entwicklung und Wachstum ohne die gelben Zellen nicht mehr möglich. Larven, die nicht rechtzeitig infiziert werden, gehen zugrunde, auch wenn sie noch soviel fressen. Verdunkelt man die Tiere, so werden sie kleiner und verblassen wie Vortex, rechtzeitig gebotene Infektionsmöglichkeit (Algen vom Standort der Art) vermag sie aber noch zu retten und zu erneutem Wachstum zu veranlassen. Völliger Entzug geformter Nahrung wird im Lichte viel besser ausgehalten als im Dunkeln, unter beiden Bedingungen schrumpfen die Tiere zusammen, aber im Dunkeln sind sie nach neun Tagen 2,5 mal kleiner als die im Licht gehaltenen Genossen!

Auf zweierlei Weise nützen nach Keeble die Wirte ihre Gäste aus. Einmal, indem sie deren Überschuß an Reservestoffen verbrauchen. Wir haben bereits erwähnt, daß in gutbelichteten Tieren sich Fetttröpfchen nicht nur in den Algen, sondern in ganz ähnlicher Weise auch außerhalb derselben finden. Keeble fand nun auch zahlreiche Bilder, die eindringlich für einen genetischen Zusammenhang der beiden sprechen, wenn es natürlich auch möglich ist, daß ein Teil des Fettes auf solches zurückzuführen ist, das mit den Krebsen, Diatomeen usw. aufgenommen wurde. Er

geht so weit, das Verhalten der Algen geradezu mit Fett sezernierenden Milchdrüsenzellen zu vergleichen, und man kann nicht umhin, seinen Bildern eine hohe Beweiskraft zuzugestehen. Er kommt damit also zu dem gleichen Schluß, zu dem z. B. auch Brandt an der Hand seiner Radiolarienstudien gekommen ist, wo er es zum Teil sehr wahrscheinlich machen konnte, daß Stärke in gelöster, nicht genauer bekannter Form die gelben Zellen verläßt. Keeble nimmt für Convoluta an, daß die Reservestärke, wie auch sonst oft in der Pflanzenzelle, in Fett umgewandelt wird und als solches die Bildungszelle verläßt.

Daneben bedient sich der Wurm aber noch auf viel drastischere Weise seiner Algen. Diese werden nämlich in den Tieren, die, wie wir schon mitteilten, in filtriertem Wasser, sei es belichtet oder unbelichtet, an Größe stark abnehmen, immer kleiner und spärlicher. Dabei handelt es sich aber keineswegs nur um ein einfaches Degenerieren derselben, sondern um eine regelrechte Verdauung. Im Zustand assimilatorischer Tätigkeit vermögen sich die Algen, gewissermaßen ständig in Form von Fetten Tribut dafür leistend, der Verdauung zu erwehren; hört diese aber im Dunkeln völlig auf oder wird sie, da die Wirte in Ermangelung geformter Nahrung ihnen nicht genügend Stoffwechselendprodukte zur Verfügung stellen können, auch im Lichte stark herabgesetzt, so fallen sie den resorbierenden Fähigkeiten des umgebenden Gewebes zum Opfer. Dabei werden sie zunächst kleiner und mehr rundlich, dann werden auch die Chromatophoren an Größe reduziert. Jede derartige Alge ist jetzt in eine verdauende Vakuole eingeschlossen, die dadurch, daß nun das Pigment gelöst wird, sich bräunlich färbt. Vorübergehend wird sie so grün, dann farblos. Im ganzen sind 14—19 Tage nötig, um schließlich nur noch einige Körnchen als Rest der einstigen Zelle übrig zu lassen. Sorgt man nach längerem Aufenthalt in der Dunkelheit für rechtzeitige Neuentwicklung der Algenflora durch Beigabe von Tang aus der paradoxa-Zone, so wachsen die Tiere alsbald wieder heran und ergrünen aufs neue.

Die Bedingungen für die Algen sind offenbar in dem Tier ganz vorzügliche. Dafür sprechen die schnelle Vermehrung und das Wachstum der anfänglich kleinen, eben eingedrungenen Symbionten. Ursache ist zweifellos in erster Linie die hervorragende Stickstoffquelle, die sie sich damit erschlossen haben; den Convoluten fehlen nämlich jegliche Exkretionsorgane, und sie sind somit gezwungen, ihre Urate aufzuspeichern. Graff sieht in

queren Bändern einer lichtbrechenden Substanz, die stets, aber wechselnd reichlich, vorhanden ist, mit gutem Grund Ablagerungen derselben. Mit dem Heranwachsen nimmt ihre Menge zu, mit der Eiablage schwindet sie aber meist völlig; die Vermutung, daß damit die Stickstoffquelle der Symbionten gefunden ist und daß es auf solche Weise dem Tier gelingt, die Endprodukte seines Stoffwechsels auf dem Umwege des Algenstoffwechsels bei der Bildung der Eier wieder zu verwerten, liegt nahe. Vermag ja die holophytische Pflanze den Stickstoff zur Eiweißsynthese den mannigfachsten Verbindungen zu entnehmen. Zudem hat Keeble deutlich genug sprechende Versuche angestellt. Stark reduzierte Dunkeltiere gelangten teils in Seewasser mit Algen aus der paradoxa-Wohnstätte, teils in filtriertes Wasser mit Harnsäurezusatz; nach drei Tagen waren die einen noch sehr blaß und hatten die meisten ihrer Algen verloren, die andern aber schon braun und voll von Symbionten; ja bei Harnsäurezusatz und Belichtung darf das Wasser die geformte Nahrung völlig vermissen lassen und die Tiere gedeihen trotzdem auf das beste. Auch die Zahl der abgelegten Eier kann durch rechtzeitige Reichung harnsäureführenden Wassers beträchtlich gesteigert werden.

Convoluta roscoffensis ist insofern in der Anpassung an die Algen einen guten Schritt weitergegangen, als sie im Gegensatz zu dieser und der Convoluta schultzii, die sich nach Graff von kleinen Krustern und Rhabdocölen nährt, obwohl sie eine deutliche Mundöffnung besitzt, eine gewisse Zeit ihres Lebens völlig auf geformte Nahrung verzichtet. Graff und Haberlandt waren der Meinung, daß diese Art überhaupt keinerlei Beute mehr aufnimmt; in den vielen teils lebend, teils auf Schnitten studierten Exemplaren fand ersterer nie auch nur Spuren davon, tatsächlich aber liegen die Dinge wesentlich komplizierter. Die noch nicht infizierte Larve frißt nach Keeble und Gamble alles Erreichbare, doch dauert dies nur etwa eine Woche, dann stellt sie die Nahrungsaufnahme ein und geht inmitten der Nahrung zugrunde, wenn sie nicht rechtzeitig infiziert wird. Auch das auf normale Weise infizierte Tier frißt noch eine Weile weiter, bis es völlig entwickelt und geschlechtsreif geworden ist. Dann aber hört es damit stets auf und lebt eine Zeitlang tatsächlich ausschließlich von den Assimilaten der Symbionten. Wir erinnern uns hierbei an ähnliche, bei Protozoën und Cölenteraten stellenweise auftretende Erscheinungen, die damit sehr an Wahrscheinlichkeit gewinnen. Nach einiger Zeit aber setzt

eine vierte Phase ein, die darin gipfelt, daß das nun alternde Tier die Symbionten selbst verdaut, wie das bei Convoluta paradoxa nur unter ungünstigen Bedingungen geschah. Größere oder kleinere Gruppen derselben liegen dann wieder in dem axialen, dem Darm homologen Gewebe. Die Folge dieser merkwürdigen Gewohnheit ist, daß im Laboratorium ältere Tiere vielfach zur Hälfte grün und zur Hälfte weiß sind.

Die beiden Forscher kommen so dazu, die folgenden vier Perioden zu unterscheiden:

1. eine Phase der heterotrophen Ernährung (nur geformte Nahrung),
2. eine Phase der mixotrophen Ernährung (geformte Nahrung und Algenprodukte),
3. eine Phase der holophytischen Ernährung (nur Algenprodukte) und
4. eine Phase der autotrophen Ernährung (Algennahrung).

Man kann also gewissermaßen von einem progressiven Parasitismus der Convoluten reden, keineswegs aber sind wir im Recht, wenn wir die Algen als Parasiten bezeichnen, die tatsächlich vornehmlich die Gebenden sind und auch in der Zeit, in der sie die günstigen Bedingungen im Wirte auszunützen vermögen, diesem in keiner Weise schaden. Diese werden auch hier, wo ebenfalls ein ableitendes System fehlt, vornehmlich in der Ausnützung der stickstoffhaltigen Produkte des Wurmes liegen, bei dem es zu einer Aufstapelung geformter Exkrete gar nicht kommt. Dazu paßt vorzüglich, daß in den jungen, noch nicht infizierten Tieren sich Vakuolen mit langen, spitzen Kristallen bilden, die den älteren, algenhaltigen durchaus fehlen und die möglicherweise die Urate enthalten. So könnte man die Symbionten hier geradezu als die Nieren der Convoluten bezeichnen!

Auch die merkwürdige Gesinnungsänderung des alternden Wirtes gegenüber seinen Einmietern läßt sich vielleicht unter den Gesichtspunkt der Stickstofffrage bringen. Keeble denkt sich, daß, nachdem die Aufnahme geformter stickstoffhaltiger Nahrung längere Zeit ausgesetzt hat, die Convoluten in einen Zustand des Stickstoffhungers geraten und in diesem sich über die Algen machen, deren allmähliche Vernichtung aber, nachdem die Tiere die Fähigkeit der Nahrungsaufnahme verloren haben, den Tod nur hinausschieben, aber nicht abwenden kann.

Bei den Convoluten erreicht damit die Abhängigkeit von den Symbionten ihren Höhepunkt; an ihrer ernährungsphysiologischen Bedeutung für den Wirt kann hier nicht gezweifelt werden, und was hier experimentell erhärtete Tatsachen sind, verdichtet sich zu einem gewichtigen Wahrscheinlichkeitsbeweis für den Wert des Zusammenlebens mit chlorophyllhaltigen Algen auch bei Tieren, wo ein experimenteller Beweis noch aussteht.

Wundernehmen muß es auf den ersten Blick, daß bei alledem die Convoluten nicht auch den letzten Schritt der gegenseitigen Anpassung getan haben und ihre Symbionten bereits in die Eizellen übertreten lassen, wie dies etwa Hydra viridis tut. Wenn auch die chemotaktischen Beziehungen zwischen Algen und Kokons bei roscoffensis einen gewissen Ersatz zu bieten vermögen, und weiterhin die Tatsache, daß Wirt und Symbiont in gleicher Weise zum Lichte schwimmen, und zwar das Turbellar auch schon in farblosem Zustand, die Synthese erleichtern wird, so kann man doch nicht von einer absoluten Garantie der Übertragung reden, zumal bei paradoxa, wo die Oberfläche der Kokons nicht die anziehende Wirkung besitzt. Auf der anderen Seite aber muß man daran erinnern, daß bei Symbionten, die in freiem Zustand einen Kopulationsprozeß durchmachen, die von Generation zu Generation gewährleistete Versorgung mit frischem Material auch ihre Vorteile in sich schließen kann. Im Gegensatz zu den gelben und grünen Zellen wohl der meisten Protozoen und Cölenteraten entarteten ja, wie wir sahen, die Convolutasymbionten in höchstem Grade und sind, einmal einverleibt, mit ihrer gesamten Nachkommenschaft dem Untergang verfallen. Hier liegen wahrscheinlich die Gründe, warum die Eizellen trotz allem nicht infiziert werden. Es treten eben hier gerade im Zusammenhang mit der hochgradigen Ausnützung der spezifischen Algenleistungen eine Reihe für den Wirt ungünstige Konsequenzen auf, die man sich noch überwunden denken könnte, um ein in jeder Hinsicht ideales „Pflanzentier" entstehen zu lassen.

2. Vorkommen von Zooxanthellen und Zoochlorellen bei Anneliden und Rotatorien

Wir kennen bis jetzt keine Anneliden, bei denen sich eine gesetzmäßige Symbiose mit Algen entwickelt hat. Brandt berichtet jedoch (1883) von einem zufälligen Vorkommen, das eines

gewissen Interesses nicht entbehrt. Er hatte Gelegenheit, eine Eunice gigantea zu untersuchen, deren Kopf abgerissen war. Nach einiger Zeit vernarbte die Wunde vollständig und hinterließ keinerlei Öffnung, so daß eine Nahrungsaufnahme ausgeschlossen war. Trotzdem war das Tier nach 13 Monaten noch vollkommen lebensfrisch und bei Kräften. Die genauere Prüfung ergab, daß der Darm völlig leer war, die Kiemenanhänge aber mit grünlichen bis gelbbraunen Klumpen dicht erfüllt waren, die nichts anderes als „Zooxanthellen" darstellten. Es waren kleine, unregelmäßige Körper, scheinbar membranlos, mit den typischen, durch Jodjodkalium gebläuten Stärkeeinschlüssen. Offenbar waren diese durch die Wunde eingedrungen und sind dank ihrer Neigung zu parasitärer Lebensweise in dem Wurm vorzüglich gediehen. Es wäre vielleicht der Mühe wert, nachzuprüfen, ob man zerschnittene Polychäten etwa durch Zugabe von Aktinien-Symbionten jederzeit in ähnlicher Weise infizieren kann. Man darf vermuten, daß es die Anwesenheit der Algen war, die dem Wurm ermöglichte, solange auf jegliche Nahrung zu verzichten. Jedenfalls zeigt der Fall, wie leicht sich auch heute noch neue Algensymbiosen herausbilden können.

Hinsichtlich eines Zusammenlebens von Rotatorien mit Algen ist mir nur eine Angabe von Pénard bekannt, der eine Symbiose von Ascomorpha helvetica mit Zooxanthellen erwähnt (1890). Er fand die Tiere im Genfer See und schreibt von ihnen, daß die grünen Algen unter ihrer sehr zarten Membran gelegen seien. Sie ähnelten ganz den Zoochlorellen der Protozoen, Hydra viridis usw. und scheinen auch in dem Materiale Pertys vorhanden gewesen zu sein, der die Art zum ersten Male beschrieb.

Die Bonellien sind aus der Liste der symbiontischen Tiere zu streichen. Schmarda (1852) beging sicher einen Irrtum, als er die Behauptung aufstellte, daß das Grün der Bonellia viridis mit Chlorophyll identisch ist. Bereits Lacaze-Duthiers (1858) bezweifelte dies alsbald sehr und Krukenberg stellte in einer Studie über „das Bonellein und seine Derivate" fest, daß es tatsächlich gar nichts mit Chlorophyll zu tun hat. Trotzdem taucht die Angabe, daß Bonellia durch Symbionten grün gefärbt werde, immer wieder in der Literatur auf und findet sich auch im Handwörterbuch der Naturwissenschaften, wo Hesse (1912, „Oekologie der Tiere") das Tier neben Vortex und Hydra anführt.

3. Die Bakterioiden der Anneliden

In der Histologie der Anneliden spielen mehrfach gewisse Granulationen und Stäbchen eine Rolle, die mit dem Namen der „Bakterioiden“ belegt wurden. Ihr Vorkommen deckt sich mit der Verbreitung des Bindegewebes und sie finden sich spärlich dort, wo das Wachstum beendet ist, reichlich, wo neues Bindegewebe im Entstehen begriffen ist. Da ihr Entdecker, Cerfontaine (1890), der sie hier und in der Leibeshöhle des Regenwurmes fand, sie für ständig in dem Tier vorhandene Bakterien erklärte, die auch Ursache der raschen Verwesung der Tiere seien, so dürfen wir hier an ihnen nicht vorübergehen. Cuénot, der sich in der Folge (1898) mit der Frage beschäftigte, beschrieb ihre Gestalt genauer als kleine, an den Enden abgestutzte kristalloide Gebilde und stellte fest, daß sie sehr leicht aus den Bindegewebszellen heraustreten können und dann von anderen Zellen, die er für Amöbocyten hält, aufgenommen und verdaut werden. Hinsichtlich ihrer Natur schloß er sich seinem Vorgänger an; die Art, wie die Körperchen aus dem Bindegewebe in die Leibeshöhle passieren und hier gefressen werden, kann ihn natürlich in der Deutung, die in ihnen fremde Mikroorganismen sieht, nur bestärken.

Cuénot hielt die Strukturen für lediglich dem Regenwurm eigene. Tatsächlich besitzen sie offenbar alle Anneliden. H. C. Schneider (1902) fand ganz identische bei Nereis und Sigalion, also marinen Polychaeten, und neuerdings studierte sie Trojan (1919) besonders sorgfältig an Chaetopterus. Während Schneider auf dem Standpunkt steht, daß Cerfontaine und Cuénot vielleicht recht haben, lehnt dies Trojan ganz bestimmt ab. Er sieht in ihnen der tierischen Zelle eigene Strukturen, die außerhalb der Zelle Körnchenreihen bildende Vorstufen der Bindegewebsfibrillen darstellen, ohne über die Rubrik, in die sie einzureihen, völlige Klarheit zu gewinnen. Soviel Ähnlichkeiten sie auch mit den Mitochondrien besitzen, möchte er sie doch nicht damit identifiziert wissen, für einen Teil derselben nimmt er sogar den Ursprung aus dem Kern für erwiesen an und nähert sie damit den „Chromidien“. Er belegt sie daher mit dem Namen „Fibrochondren“.

Symptomatisch ist für uns, daß sich hier zum erstenmal eine Schwierigkeit einstellt, die in der Folge noch eine große Rolle spielen wird (Kap. 6), nämlich symbiontische Bakterien und Mitochondrien oder mitochondrienähnliche Zelleinschlüsse auseinanderzuhalten.

III. Symbiose bei Bryozoen, Echinodermen, Mollusken und Tunicaten

1. Vorkommen von Zooxanthellen bei Bryozoen

Brandt (1883) berichtet, daß er bei Zoobothrium pellucidum in Neapel in der Wandung des Magens und in der Endocyste gelbe Zellen fand, die in Farbe, Verteilung des Inhaltes usw. vollkommen denen der Radiolarien entsprechen. Sie sind gelb, besitzen einen Stich ins Grünliche und betragen 18 μ im Durchmesser. Da keine näheren Angaben über diesen bis jetzt unter den Bryozoen ganz vereinzelten Fall vorliegen, wäre eine Nachprüfung des Fundes erwünscht.

2. Vorkommen von Zooxanthellen bei Echinodermen

Das gleiche gilt hinsichtlich Brandts (1883) Beobachtungen an Echinocardium. Hier sollen vornehmlich in den Ambulacralfüßchen der Unterseite goldgelbe bis gelbbraune amöboide Algen leben, die sich bei Behandlung mit Jodtinktur sofort violett färben. Ähnliche amöboide, braune Körper hat früher schon Geddes bei verschiedenen Echinodermen beschrieben, jedoch für Teile des Tieres gehalten (1879). Brandt macht noch die merkwürdige Angabe, daß Echinocardium wegen der einseitigen Verteilung der Algen stets auf der Unterseite liegt und die Mundseite mit den Symbionten immer dem Lichte zukehrt.

Auch in Holothurienlarven sollen gelbe Algen vorkommen, d. h. unregelmäßige, rein gelbe oder grüngelbe Klumpen, die aus zahlreichen Farbstoffkügelchen zusammengesetzt sind. Wenn man die Larve abtötet, schwindet nach Brandt die Farbe fast momentan, durch Jodzusatz kann man die Zellen jedoch wieder deutlich machen, indem dann an ihrer Stelle violette oder blaue Körner auftreten. Selenka (1876) hatte bereits die gleichen Gebilde gesehen und ihre den Wimperschnüren folgende Verteilung gut

abgebildet. Semon läßt es in seiner Synapta-Arbeit dahingestellt. ob es sich wirklich um Algen oder Pigmentzellen handelt; letzteres muß wohl in Anbetracht des Umstandes, daß ähnliche, Eipigmente in sich sammelnde Zellen bei anderen Echinodermenlarven auch vorkommen, als das Wahrscheinlichere gelten.

Auch die Crinoideen standen zeitweise unter dem Verdacht einer Symbiose. Vogt und Jung äußerten die Meinung, daß der Inhalt der sog. Sacculi, merkwürdiger, besonders in den Pinnulä, beiderseits des Ambulacralgefäßes, sich findender Gebilde in symbiontischen Algen bestünde. Vorher waren diese bald für Sinnesorgane, bald für Ovarien, für Kalkdrüsen oder Exkretionsorgane angesehen worden. Ohne hier auf die Einzelheiten der Befunde eingehen zu wollen, sei mitgeteilt, daß Carpenter (1886) gelegentlich einer kritischen Würdigung dieser Auffassung keine Stützen für sie finden konnte.

3. Vorkommen von Zoochlorellen bei Elysia

De Negri gibt bereits 1874 an, daß er in Elysia viridis, einem 2 bis 3 cm großen Opisthobranchier des Mittelmeeres und der nördlichen Meere, echtes Chlorophyll nachweisen konnte. Das Tier ist am Kopf und Rücken sammetschwarz, bald ins Grünliche, bald ins Braune spielend, auf der Innenfläche der beiderseits entlangziehenden Hautlappen grünlich, am Fuß olivgrün. Brandt prüfte (1883) die Angabe nach und vermochte sie zu bestätigen. In dem kontraktilen Röhrensystem jener Flügellappen fand er sehr kleine grüne Körperchen von 2 bis 3,5 μ Durchmesser, die er mit Bestimmtheit als Algen anspricht, denn sie leben im isolierten Zustand wochenlang weiter und entwickeln, wie sich mit Hilfe der Engelmannschen Bakterienmethode dartun ließ, noch nach achttägiger Isolation Sauerstoff. Außerdem ließen sich Gruppen kleiner Stärkekörner und ein kleiner kompakter Kern nachweisen. Damit wäre also diese Schnecke in eine Reihe mit der Hydra viridis, den Convoluten usw. zu stellen, und es ersteht das Bedürfnis, genauere Daten über den Bau der Symbionten, ihre Verteilung im Tier, ihre Übertragungsweise usw. zu sammeln, was meines Wissens bis jetzt nicht geschehen ist.

Damit ist die Zusammenstellung der verschiedenen Angaben über ein sporadisches Vorkommen einer Algensymbiose erschöpft. Sie sind durchweg allzu dürftig, und es ist einerseits sehr wohl

damit zu rechnen, daß die eine oder andere auf einer Verwechslung mit anderweitigen gefärbten tierischen Zellen beruht. Andererseits besteht aber auch sehr wohl die Möglichkeit, daß eine Nachprüfung zu der Erkenntnis führen wird, daß da oder dort bisher nur ein einzelner Fall aus einem größeren Verbreitungsgebiet bekannt geworden ist und daß das Gebiet der Symbiose von Tieren mit Algen, das an sich schon ob seiner polyphyletischen Struktur so mannigfach ist, noch wesentlich bereichert wird.

4. Vorkommen von Bakterien bei Cyclostoma

Das Bindegewebe von Cyclostoma elegans Drap., einer im südlichen Europa sowie im Rheintal und seinen Seitentälern lebenden Landschnecke, enthält in gewissen dorsalen Bezirken zwischen Niere und Magen eigentümliche Zellgruppen, die als Speichernieren funktionieren. Schon Claparède (1858) hat sie kurz beschrieben und als „glande à concretions" bezeichnet. Viel genauer wurden sie dann von Garnault (1887) studiert, der sie als ein regelrechtes drüsiges Organ, das von Haupt- und Seitenschläuchen gebildet wird, schildert, eine Auffassung, die jedoch in der Folge von Mercier (1913) zurückgewiesen wurde. Ihm danken wir eine ausgezeichnete Untersuchung über diese merkwürdigen Zellen des Cyclostoma, der im nachstehenden durchaus gefolgt wird.

Was uns veranlaßt, sie hier zu behandeln, ist der Umstand, daß sich in ihnen mit absoluter Regelmäßigkeit Bakterien in großer Menge finden. Schon Garnault hatte die fraglichen Einschlüsse für solche angesehen, Barbieri (1907) jedoch, der später die Entwicklung der Schnecke studierte, lehnte diese Anschauung ab und sprach sich dahin aus, daß es sich um mineralische Konkretionen, wahrscheinlich um Phosphate, handle, ohne die Gründe anzugeben, die hierbei für ihn maßgebend waren. Mercier tritt jedoch wieder für die Bakteriennatur ein und die guten Abbildungen, die er gibt, lassen an der Richtigkeit seiner Deutung keinen Zweifel.

Die Speicherzellen, die schon am lebenden Tiere durch die Schale als ein mehr oder weniger regelmäßiges weißliches Band hindurchschimmern, liegen nicht nur oberflächlich, sondern finden sich auch mehr in der Tiefe zwischen den Schlingen des Darmrohres. Merkwürdigerweise ist ihre Entfaltung an ein und derselben Lokalität eine sehr wechselnde, wobei sich jedoch nicht, wie es

Garnault wollte, eine mit dem Wechsel der Jahreszeiten parallel gehende Periodizität feststellen läßt. Sie liegen in unregelmäßigen Nestern beisammen, ohne daß es zu einer Gruppierung um ein Drüsenlumen käme; zwischen dieselben schiebt sich Bindegewebe ein, in dem man andere exkretorische Zellen mit einem bräunlichen Pigment, Glykogen speichernde Zellen und endlich solche, die Kalkkonkremente enthalten, unterscheiden kann. Zahlreiche Lakunen und Gefäße durchziehen ferner diese Region.

Betrachten wir nun den Cyklus einer solchen einzelnen Zelle etwas genauer (Fig. 33). In ihrer Jugend ist sie frei von irgendwelchen besonderen Einschlüssen und nennt ein schön vakuolisiertes Protoplasma und einen Kern mit regelmäßiger Form und gleichmäßig verteiltem Chromatin ihr eigen (*a*). Nach einiger Zeit aber tritt in ihr eine große Vakuole auf, die eine wechselnde Zahl kleiner rundlicher Kugeln enthält, welche aus einem oder einigen zentralen Körnern und wenigen darum gelagerten konzentrischen Schichten bestehen. Wenn sich die Sekretion der Zelle steigert, gehen alle diese „primären Zentren" in einen einzigen Körper ein, indem immer wieder neu hinzukommende geschichtete Ablagerungen sie zusammenfließen lassen (*b*). Bis dahin war die Zelle frei von Bakterien, jetzt aber treten sie im Plasma derselben zunächst spärlich an Zahl auf und zwar stets an der dem Einschluß entgegengesetzten Stelle. Sie vermehren sich aber rasch und werden bald außerordentlich zahlreich. Es sind kleine Stäbchen von wechselnder Länge, 3 bis 5 μ messend, manchmal gebogen oder gar S-förmig, nicht selten zu längeren Fäden zusammengefügt.

Wachstum des geschichteten Konkrementes, lebhaftes Wuchern der Bakterien und Anschwellen der ganzen Zelle zu beträchtlichen Dimensionen geht jetzt Hand in Hand. Das Plasma, das den Einschluß stellenweise nur in dünner Schicht umspannt, ist durchweg vollgepfropft von den Mikroorganismen (*c*).

Mercier hat die aufgespeicherte Substanz genau analysiert und kommt zu dem Schluß, daß es sich um Harnsäure und Xanthin handelt, so daß wir also berechtigt sind, von einer Speicherniere zu sprechen. Wenn die Exkretstapelung ihren Höhepunkt erreicht hat, setzt die absteigende Phase im Leben der Zelle ein. Die schon erwähnten, in diesen Regionen besonders zahlreichen Lakunen und Gefäße enthalten viele amöboide Zellen, die die Rolle von Phagocyten spielen und sich auch an die Resorption der von Konkretionen und Bakterien erfüllten Zellen machen. Sie dringen

zwischen dieselben und alsbald finden sich in ihnen, zu größeren Klumpen vereint und in Vakuolen eingeschlossen, die Bakterien, die so verdaut werden (*d*). Auch der Exkretkörper wird verflüssigt und resorbiert, vielfach gruppiert sich eine ganze Anzahl Phagocyten um dieselben und dringen einige zwischen sie hinein. Auf diese Weise entstehen nach Auflösung der Speicherzellen epitheloide Verbände solcher Amöbocyten.

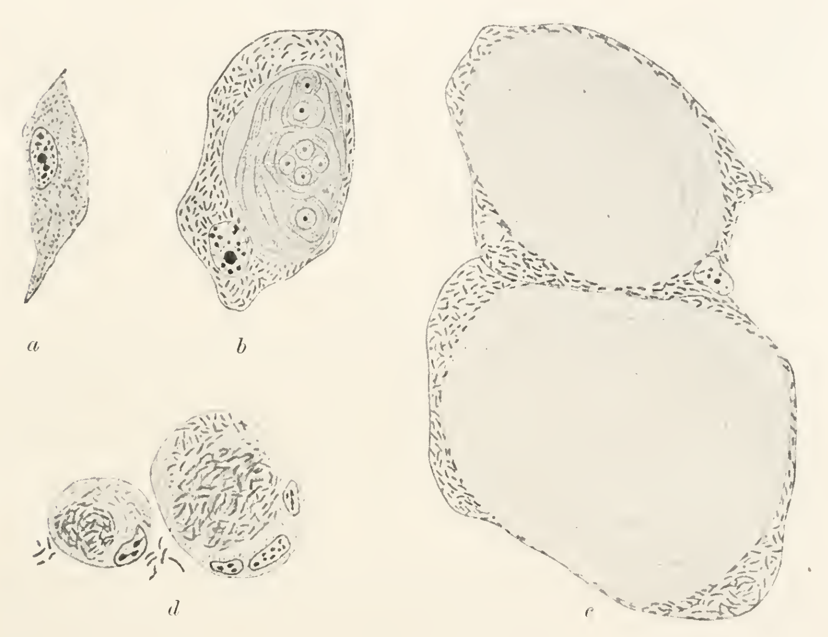


Fig. 33. Infektion der Harnsäure speichernden Zellen von Cyclostoma und schließliche Phagocytose der Symbionten. Nach Mercier.

Wo auch Mercier die Cylostoma gesammelt hat, in Nancy, Grenoble, Montpellier, Bordeaux usw., und so viele Individuen er auch geprüft hat, stets fanden sich die seltsamen Inwohner vor. Leider kann er jedoch keine Aufschlüsse bezüglich der Übertragungsweise geben; er hält es wohl für das wahrscheinlichste, daß sie auch in die Eier eindringen, aber er fand nie geschlechtsreife Weibchen, um dies zur Gewißheit zu erheben. Immerhin bleibt natürlich auch die Möglichkeit, daß die Schnecke sich bei der Nahrungsaufnahme infiziert, bestehen. Mercier denkt sogar daran, daß die nach Einsetzen der exkretorischen Funktion die Zellen angreifenden Bakterien nicht, wie es am wahrscheinlichsten ist,

von den benachbarten, stark besiedelten Zellen stammen, sondern von jeweilige Neuinfektionen.[1]

Über die Bedeutung des Zusammenlebens sind wir noch im unklaren. Es ist, von den Molguliden abgesehen, der einzige, bisher bekannt gewordene Fall, daß Mikroorganismen mit solcher Regelmäßigkeit in einem exkretorischen Organ, bzw. in Zellen mit exkretorischen Funktionen vorkommen. Die Konstanz der Erscheinung und ihre lokale Begrenzung verführt dazu, einen noch unbekannten Nutzen der Bakterien für die Schnecke anzunehmen. Eigentümlich bleibt dabei insbesondere auch, daß die Bakterien erst auf einem ganz bestimmten Altersstadium in die Zellen eindringen, obwohl sie vordem schon in allernächster Nähe in Menge lagen. Man erinnert sich dabei des Umstandes, daß auch bei der Infektion der Eier, vornehmlich der Insekten, durch die Symbionten es genau umschriebene Stadien sind, die dieselben aufnehmen. Offenbar ist das Gedeihen der Bakterien an eine ganz bestimmte Phase im Stoffwechsel der Zelle geknüpft.

Nach alledem dünkt es mich am nächstliegenden, anzunehmen, daß die Bakterien in der Lage sind, die hier zusammenströmenden Exkretstoffe für ihre Eiweißsynthese zu verwerten und daß der Wirtsorganismus ähnlich wie bei den Convoluten dadurch, daß er die Gäste endlich auffrißt, auf Umwegen noch die Endprodukte seines Stoffwechsels verwertet.

Auch über die Verbreitung der Erscheinung unter den zahlreichen zumeist in warmen Ländern lebenden Verwandten des Cyclostoma elegans wissen wir nichts.

5. Vorkommen von Pilzen bei Molguliden

Aus einer kleinen Gruppe der Ascidien, den zu den einzeln lebenden Formen gehörigen Molguliden, haben wir noch über ein ähnliches Zusammentreffen von Urate speichernden Nierenzellen und fremden pflanzlichen Organismen zu berichten. Diese Tiere besitzen eine jeglicher Ausführwege entbehrende Niere, die, in der Nachbarschaft des Herzens gelegen, in einer Schlinge des Darmkanals ihren Platz hat. Schon die alten Autoren wußten davon,

1) Im Darm von Cyclostoma lebt regelmäßig ein Infusor, Trichodinopsis paradoxa, das eigentümliche, 4 bis 5 μ lange Stäbchen enthält. Fauré-Fremiet (1909) sieht in ihnen symbiontische Bakterien, Cépède und Willem (1912) nur Reste von verdauten Bakterien. Es wäre denkbar, daß es sich hierbei um das gleiche Bakterium handelt, wie in den Speicherzellen.

daß sich in ihr regelmäßig merkwürdige Einschlüsse finden, die sie als konfervoide Fäden oder als gregarinenartige Körper bezeichneten. Nach Lacaze-Duthiers (1874) beschäftigte sich noch Giard (1888) eingehender mit ihnen, und konstatierte, daß es sich hier nicht wie bei Cyclostoma um Bakterien handelt, sondern um viel höher stehende Pilze, die er mit dem Namen Nephromyces belegt und in der Familie der Chytridineen (Siphomyceten) unterbringen will. Leider ist aus seiner kurzen Mitteilung, der keine Bilder beigegeben sind, nicht zu entnehmen, ob die Pilze in den Nierenzellen selbst liegen oder nicht. Er schreibt nur, daß sie bei Molgula socialis um die isolierten Konkretionen, die die Niere erfüllen, ein einzelliges, feinfädiges Mycel spinnen. Andere Schläuche sind dicker und unregelmäßiger und gehen, indem sie durch eine Scheidewand Mycel und Sporangien sondern, in Sporenbildung über. Diese sind völlig rund und mit einer langen Geißel ausgerüstet. Im Herbst treten in den im Frühjahr entstandenen Tieren an den Mycelien auch Zygosporen auf, die von einer feingranulierten Hülle umgeben werden. Gegen Ende des Winters aber keimen diese innerhalb des Wirtes, wobei aus ihnen nach zwei entgegengesetzten Seiten Fäden auswachsen. Daneben aber begegnen zu allen Jahreszeiten noch leicht zu unterscheidende, viel längere Schläuche, über deren Bedeutung Giard nicht ins klare kam.

In Anurella Roscovitana L. D. kommt ein anderer, aber recht ähnlicher Nephromyces vor; der in Listhonephrya eugyranda lebende ist durch seine birnförmigen Sporen charakterisiert. Hier ist die Niere fast ganz von einer einzigen, sehr großen Konkretion erfüllt, so daß für die symbiontischen Pilze nur ein recht beschränkter Platz bleibt.

Es handelt sich also offenbar um eine Eigentümlichkeit aller Molguliden, die einer weiteren Untersuchung dringend bedürfte, damit wir mit den für eine Beurteilung des Zusammenlebens nötigen Einzelheiten bekannt werden. Giard ist überzeugt, daß die Pilze den Tunikaten dadurch nützlich sind, daß sie ihnen ihre Exkrete wegschaffen, die sonst die jeglichen Ausfuhrganges entbehrende Drüse überladen würden. Eine derartige Deutung scheint mir aber nur möglich, wenn sich herausstellt, daß, wie bei Cyclostoma, die so entstehenden überschüssigen Pilze von dem Wirte wieder verdaut werden, da ja sonst einfach an Stelle der allzureichlichen Exkrete eine allzu üppige Pilzflora gesetzt würde.



IV. Intrazellulare Symbiose bei Insekten

1. Geschichtlicher Überblick und Verbreitung

In der Behandlung der intrazellularen Symbiose bei den Insekten liegt der Schwerpunkt unseres Buches. Hier eröffnet sich ein Gebiet, in dem die uns interessierenden Erscheinungen nicht nur einen ungewöhnlichen Umfang annehmen, sondern als durchgreifende Charakteristika ganzer großer und formenreicher Gruppen auftreten. Dazu kommt, daß die Innigkeit der gegenseitigen Anpassung, insbesondere das Entgegenkommen der Wirte den Gästen gegenüber, einen Höhepunkt erreicht, der die Algensymbiosen weit hinter sich läßt und nur noch bei gewissen Leuchtsymbiosen erreicht wird.

Trotzdem ist die Geschichte der Erkenntnis der Symbiose hier eine erst sehr kurze. Man kannte wohl einige der später als Pilzorgane gedeuteten Gebilde, so vor allem den „Pseudovitellus" der Blattläuse und Psylliden schon längere Zeit, aber man machte sich alle erdenklichen falschen Vorstellungen von ihrer Bedeutung. Wie schon der Name besagt, spielte stets die Ähnlichkeit ihrer Einschlüsse mit Dotter eine große Rolle, und man sah in ihnen vielfach Ablagerungen einer Reservesubstanz. Balbiani aber wollte in dem Pseudovitellus der Aphiden gar einen rudimentären Hoden gefunden haben, Witlaczil eine Zeitlang eine die Malpighischen Gefäße ersetzende Niere.

Relativ lange wußte man auch schon von merkwürdigen, in der Leibeshöhle gewisser Schildläuse treibenden spindelförmigen Gebilden, die man für Sporozoen oder andere Parasiten zu halten geneigt war. In anderen Fällen kennt man die Strukturen noch gar nicht so lange, hat ihnen aber doch auch allerlei falsche Bedeutung untergelegt. Den „corpo ovale", den Berlese bei Schildläusen der Gruppe der Coccinen entdeckte (1893), hielt er für ein Organ mit Reservestoffen, ebensowenig wußte Heymons (1899) mit traubigen Organen im Abdomen der Zikaden etwas anzufangen, und Guilbeau (1908), der nach Porta (1899) Homologes bei Schaumzikaden zu sehen bekam, spricht von Anhangsorganen des Geschlechtsapparates. Strindberg bezeichnet noch 1913 die Sym-

bionten der Ameisen gelegentlich der Schilderung ihrer Entwicklungsgeschichte als Mitosomen, und die Wohnstätten der Läusesymbionten bleiben einem sorgfältigen Untersucher (Müller) im Jahre 1915 völlig rätselhafte Gebilde.

Dazwischen aber tauchen vereinzelte Stimmen auf, die von gewissen Einschlüssen als von fremden Organismen reden und denen bereits der Gedanke an eine Symbiose kommt. Vor allem hat Blochmann hier wertvolle Entdeckungen gemacht, als er bei Ameisen solche beobachtete und ihre Übertragung in die Eier feststellte (1884, 1887) und gleichzeitig das Vorhandensein von Bakterien in besonderen Zellen des Fettgewebes bei Blattiden konstatierte (1887), an deren Natur jedoch noch 1902 K. C. Schneider Zweifel hegte. Die systematische Stellung der in Schildläusen treibenden Organismen wurde von Lindner (1895) festgelegt, als er in ihnen Saccharomyceten erkannte, nachdem hier ein Eindringen in die Eier schon von Putnam (1877) gesehen wurde. Hieran schloß sich zeitlich die Untersuchung Karawaiews (1899) an, durch den Aussackungen des Darmepithels der Anobien bekannt wurden, die nach ihm mit Flagellaten gefüllt sein sollten, von Escherich aber 1900 als Wohnstätten symbiontischer Hefen richtig gedeutet wurden.

Diese vier richtig bewerteten Vorkommnisse aber (Ameisen, Blattiden, Lecanien, Anobien) blieben nur wenig beachtet, die Literatur nahm wenig Notiz von ihnen und man wußte mit ihnen, als einer Art Kuriosa, nicht viel anzufangen.

Das änderte sich, als von zwei Seiten gleichzeitig und völlig unabhängig die wahre Natur des „Pseudovitellus“ entdeckt wurde und damit auch die zumeist schon bekannten, aber mißverstandenen homologen Organe der Phytophthiren und Homopteren als Pilzorgane erkannt wurden. Fast am gleichen Tage trug darüber der Neapler Zoologe U. Pierantoni in der Società dei Naturalisti in Napoli (6. Februar 1910) und der böhmische Landarzt und Entomologe R. Šulç in der böhmischen Gesellschaft der Wissenschaften in Prag (11. Februar 1910) vor. Damit waren mit einem Male zwei große Gruppen erschlossen worden, in denen alle Mitglieder z. T. sehr komplizierte symbiontische Einrichtungen besaßen, da ihre Gäste keineswegs immer nur in einzelnen, ihnen vom Wirte zur ausschließlichen Benutzung zur Verfügung gestellten Zellen, Mycetocyten (Šulç), lebten, sondern sogar eigene umfangreiche Organe, Mycetome (Šulç), bewohnten. Bald darauf begann auch ich mich mit dem neuen Gebiet zu beschäftigen und vermochte die beiden Vor-

gänger durchweg zu bestätigen und ihre Erfahrungen weiter auszubauen (von 1912 an). Pierantoni setzte ebenfalls die Reihe seiner Studien fort und im Laufe der zehn Jahre, die nun seit den entscheidenden Veröffentlichungen von Pierantoni und Šulc verflossen sind, wurde noch so mancher Stein zu dem Gebäude beigebracht, das wir im folgenden aufrichten wollen. Der Kreis der Symbiontenträger unter den Insekten wurde noch wesentlich erweitert dadurch, daß Pierantoni (1914) die Leuchtsymbiose bei den Käfern entdeckte, die uns allerdings in diesem Kapitel noch nicht beschäftigen soll, daß Portier an Lepidopteren Beobachtungen machte, die hierher gehören dürften und Sikora (1919) und ich (1919, 1920) unabhängig voneinander fanden, daß die ganze Familie der Pedikuliden mit Pilzen in engster Symbiose lebt.

Dieser flüchtige Überblick mag hier genügen, wegen genauerer Daten sei auf die einzelnen Abschnitte verwiesen.

Bis jetzt kennen wir eine intrazellulare Symbiose bei:

1. Coleopteren: Anobiinen, Lampyriden, Pyrophorus.
2. Hymenopteren: Camponotus, Formica.
3. Lepidopteren: zahlreiche minierende Formen.
4. Dipteren: Culiciden (nur während der Übertragung durch die Eier intrazellular).
5. Hemipteren: Homopteren, Phytophthiren, Acanthia.[1]
6. Orthopteren: Blattiden.
7. Corrodentien: Pediculiden.

2. Symbiose bei omnivoren Insekten

a) Blattiden

Alle zur Familie der Blattiden gehörigen Tiere leben in Symbiose mit Bakterien. Der erste, der von den eigenartigen Verhältnissen etwas zu sehen bekam, war Blochmann. Er fand (1887), daß bei Blatta germanica und Periplaneta orientalis regelmäßig die zentralen Teile der allen Schaben eigenen zahlreichen Fettläppchen von Zellen eingenommen werden, die selbst kein Fett enthalten, sondern eine Unmenge kleiner gerader oder etwas gekrümmter Stäbchen von offenbarer Bakteriennatur. Wenn auch Versuche, dieselben zu züchten, fehlschlugen, so gelang es ihm doch bereits ihre Übertragung auf

1) Die bei zahlreichen Heteropteren frei in Ausstülpungen des Darmes lebenden Bakterien treten im Zusammenhang mit der Übertragung ebenfalls, wie ich neuerdings finde, intrazellular auf.

die Nachkommen festzustellen und damit einen Beweis für ihre selbständige Stellung im Insektenorganismus zu liefern.

Wheeler (1899) und Cholodowsky (1891) kamen über das von Blochmann Beobachtete nicht allzuweit hinaus, wenn auch letzterer wertvolle entwicklungsgeschichtliche Daten beibringen konnte, offenbar auch Forbes (1892) nicht, dessen Untersuchung mir nicht zugänglich ist; dagegen stellen die embryologischen Studien Heymons an Dermapteren und Orthopteren auch eine wertvolle Bereicherung unserer Kenntnis von der Entwicklungsgeschichte der Blattidensymbiose dar (1892).

Während er die Bakteriennatur mit Blochmann und Forbes für sehr wahrscheinlich hält, stehen in der Folge merkwürdigerweise Cuénot (1892), Prénant (1904) und Henneguy (1904) auf dem Standpunkt, daß es sich bei den fraglichen Einschlüssen um Stoffwechselprodukte der Tiere handle, und die Meinung C. K. Schneiders geht ebenfalls dahin, daß dieselben vermutlich irgendwelche „Chondren" noch unbekannter Funktion seien (1902). Ihr Ende fand diese Meinungsverschiedenheit erst, als Mercier (1906) mitteilen konnte, daß er die Blochmannschen Körper außerhalb des Tieres gezogen habe, und dies 1907 eingehender ausführte.

Endlich habe ich in neuerer Zeit eine Schülerin, Frl. Dr. Fränkel, veranlaßt, sich aufs neue mit den Blattiden zu beschäftigen und dabei vor allem einen größeren Kreis von Formen vergleichend zu behandeln. Ihre Resultate werden im folgenden zum ersten Male mitgeteilt.

Wir können heute sagen, daß tatsächlich alle Blattiden Bakterien in ihrem Fettgewebe enthalten, nachdem eine ganze Anzahl einheimischer und exotischer Arten daraufhin geprüft wurde. Es ist dies bei Periplaneta orientalis, Blatta germanica, Blatta aethiopica, Ectobia livida, Ectobia lapponica, Heterogomia aegyptica, Epilampra grisea, Nauphoeta cinerea, Derocalymma stigmosa, Platyzosteria armata, Homolo demascruralis, Blabera spec., Loboptera decipiens und bei fünf weiteren unbestimmt gebliebenen exotischen Arten der Fall. Anordnung der mit Bakterien beladenen Zellen, die wir als Bakteriocyten bezeichnen wollen[1], und Größe der Symbionten sind aber keineswegs die gleichen (Fig. 34). In Periplaneta orientalis werden die Fettläppchen nur in der Längsachse von Zügen

1) Die bisherige Literatur benützt vielfach den Ausdruck „Bakterioiden" für die Schabensymbionten. Nachdem über die Natur derselben kein Zweifel mehr bestehen kann, wird man besser tun, diese Bezeichnung fallen zu lassen.

von Bakteriocyten durchzogen, bei denen sich stets eine Zelle hinter die andere reiht, bei Blatta germanica treten an Stelle der einen Axialreihe drei bis vier die Fettzellengruppe durchsetzende Reihen auf. Fränkel fand den Periplaneta-Typus bei fünf weiteren Arten, bei Nauphoeta cinerea zwei Reihen, bei anderen den Blatta-Typus. Blatta aethiopica aber wies die primitivsten Verhältnisse, wenn man so will, auf, indem hier die den Symbionten zur Verfügung gestellten Zellen wahllos zerstreut sind. In Homalo demascruralis bilden die Bakterien ganz enorme Ansammlungen und erfüllen oft

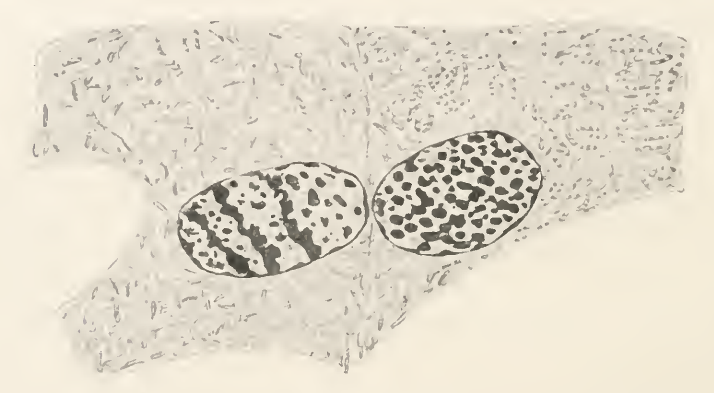


Fig. 34. Zwei Bakteriocyten aus dem Fettgewebe von Periplaneta. Nach Mercier.

die ganzen Fettlappen dicht gedrängt. Stets aber sind die Bakteriocyten von mindestens einer einzigen Schicht von Fettzellen allseitig umgeben. Philiptschenko hat (1907) genauere Studien über das Fettgewebe bei unseren Tieren angestellt und gezeigt, daß sich in dem junger Tiere auch Glykogen findet, in älteren aber nur Fett und harnsaure Konkretionen. Aus seinen Injektionsexperimenten folgert, daß letztere nicht nur dort abgelagert werden, sondern auch neu entstehen Bei Hunger wird erst das Glykogen, dann das Fett aufgebraucht und erst nach völligem Verbrauch der Reservesubstanzen beginnt das Insekt auf Kosten der eiweißhaltigen Stoffe seines Körpers zu leben.

Vergleicht man die Maße der Bakterien aus einzelnen Wirten, so ergeben sich zum Teil beträchtliche Unterschiede: bei Blatta aethiopica 1,6 μ Länge, bei Homalo 2,2 μ, bei Blatta germanica 2,6 μ, bei Epilampra 2,6 bis 3,4 μ, bei Platyzosteria 4,6 μ, bei Periplaneta 2,7 bis 5,3 μ, bei Derocalymma 5,9 μ, bei Heterogomia 5,3 bis 9 μ (Fränkel). Damit harmonieren Merciers Messungen an

Periplaneta, nicht aber die von Blochmann, der für diese und Blatta germanica angab, daß die Länge 6 bis 8 μ betrage.

Wenn auch aus solchen vergleichenden Messungen mit großer Wahrscheinlichkeit der Schluß gezogen werden kann, daß in den einzelnen Gattungen und Arten verschiedene Bakterien, zum mindesten verschiedene Varietäten leben, so muß man hierbei doch eine gewisse Vorsicht walten lassen, denn wir wissen andererseits, daß die physiologischen Bedingungen des Wirtes die Symbionten ein und derselben Art gestaltlich beeinflussen können und damit finden vielleicht auch die für Blatta germanica bei Blochmann viel beträchtlicheren Maße als bei Fränkel ihre Erklärung.

Unter normalen Bedingungen sind die die Zellen dicht nach allen Seiten durchsetzenden und das Protoplasma in hohem Grade verdrängenden Bakterien bei Periplaneta Stäbchen mit granulierter Struktur, die an beiden Enden abgerundet, nach Mercier 4 bis 8 μ in der Länge messen. Viele von ihnen sind ziemlich stark gekrümmt und manche sogar S-förmig gebogen. Nicht selten findet man unter ihnen auch Bilder querer Zerschnürung. Läßt man dagegen eine Küchenschabe mehrere Tage hungern, so schwankt die Länge zwischen 3 bis 4 μ und die kurzen Formen sind viel häufiger. Außerdem färben sich die Enden der Stäbchen viel intensiver und die mittlere Partie stellt eine hellere Zone dar, viele schwellen auch an einem Ende an, führen hier zumeist eine Vakuole und bekommen dann die Gestalt eines Trommelschlegels. Teilungen findet man aber auch unter solchen ungünstigen Bedingungen noch häufig. Mercier, dem wir diese Angaben danken, hat auch Tiere angetroffen, die von einem hefeartigen Parasiten befallen waren. Entsprechend ihrem Vordringen im Körper schwinden die Symbionten, so daß man völlig von ihnen befreite und nur noch spärlich von ihnen besiedelte Bakteriocyten finden kann. Hier wie in normalen Tieren kommt es auch vor, daß durch Aneinanderlegen (oder Vereinigtbleiben?) mit den Enden ziemlich lange Fäden gebildet werden (Fig. 35). Mercier nannte den von ihm genau charakterisierten Organismus Bacillus cuenoti.



Fig. 35. Verschiedene Zustände des Bacillus cuenoti Merc. aus Periplaneta. Nach Mercier.

Er ist der Meinung, daß die Bakteriocyten in ihrer Vermehrung durch die zahlreichen Gäste nicht gestört werden, und führt dafür die Beobachtung an, daß man Fettläppchen findet, in denen wenige große axiale Zellen liegen und andere, in denen zahlreichere und kleinere vorhanden sind; er glaubt Anhaltspunkte dafür zu haben, daß die Teilungen amitotische sind.

Daß die Bakterien in die Eizellen übertreten, wurde schon von Blochmann erkannt und von Mercier, mir (1912) und Fränkel bestätigt. Insbesondere hat letztere ihre Aufmerksamkeit diesem Vorgang zugewendet, der insofern von besonderem Interesse ist, als er in dieser Form sonst bei keinem in Symbiose lebenden Insekt sich wiederholt. Da das Fettgewebe die Eiröhrchen überall einhüllt, sind keine größeren topographischen Schwierigkeiten gegeben. Außerdem muß lediglich ein kleiner Teil der Bakterien zwischen den umhüllenden Fettzellen hindurchtreten, um an die Follikel zu gelangen. Fränkel gibt Bilder wieder, die offenbar als ein solcher Austritt zwecks Infektion zu deuten sind. Das Stadium des Eies, an dem sich diese abspielt, ist genau festgelegt. Bei Periplaneta sind es Eier von 0,05 bis 0,07 mm Breite und 0,13 mm Länge, durch deren zu dieser Zeit noch recht flachen Follikel einige Bakterien hindurchtreten, ohne dabei ihre Gestalt zu verändern. Offenbar tun dies nur ganz wenige, anfangs zählt man etwa 15 bis 25 Individuen, die sich nun rund um das Ei auf dessen Oberfläche zerstreuen, also interzellular zwischen dem Follikel und der Dottermembran liegen, aber möglicherweise sind auch diese schon zum Teil durch Vermehrung an Ort und Stelle entstanden. Denn in der Folge setzt nun eine rege Vermehrung derselben ein, so daß sie mit dem fortschreitenden beträchtlichen Eiwachstum Schritt halten können und stets die ganze Oberfläche annähernd bedecken, ja daß es schließlich so weit kommt, daß sie in einfacher Lage nicht mehr Platz um dasselbe finden. Dies führt dann zu besonderen Massenansammlungen in einer ringförmigen Zone nächst den beiden Polen des Eies (Fig. 36).

Wenn nun das Ei anfängt, Dotter zu bilden, erreicht die Entfaltung der Bakterien den Höhepunkt. Nun erst nehmen die stärksten Ansammlungen den Raum an den Polen selbst ein, während an den Längsseiten die Bakterien spärlich geworden sind. Die Aufnahme derselben in das Innere des Eies geht jetzt an diesen beiden Punkten so vor sich, daß die Eimembran eine Strecke weit gelöst erscheint und die Stäbchen vereinzelt in den Dotter einrücken. Auch hier

im Dotter werden die Teilungen zunächst offenbar nicht gehemmt, bis eine gewaltige Ansammlung entstanden ist, die aber nicht tiefer zwischen die inzwischen entstandenen großen Dotterschollen eindringt, sondern nur gleich einem abgeflachten Hügel in das Ei ragt, dessen Basis stets die Eioberfläche darstellt. Ist das Ei ausgewachsen, so daß es etwa 4 mm in der Länge mißt, dann hat sich

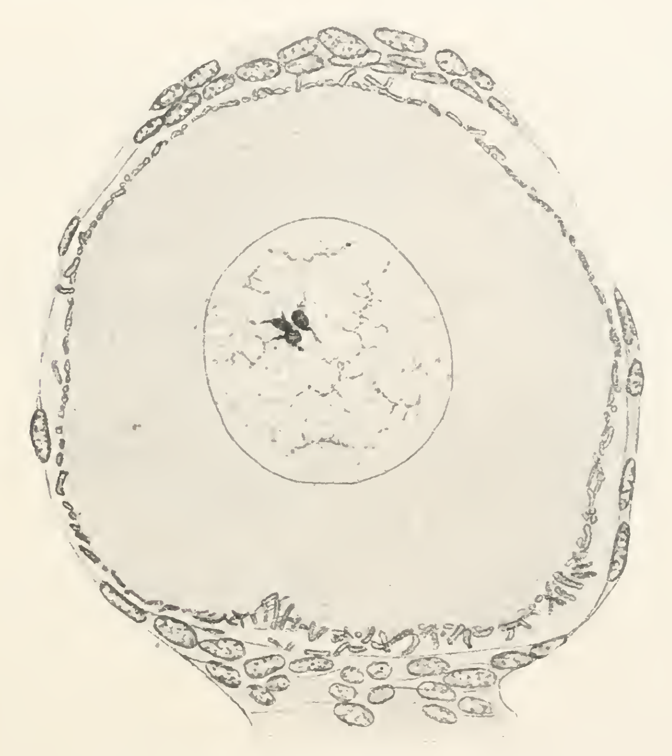


Fig. 36. Frühes Infektionsstadium von Periplaneta. Nach Buchner.

dieser beträchtlich abgeflacht und entsprechend in die Breite gedehnt. Ob Fränkel im Recht ist, wenn sie nach dem Höhepunkt der Entfaltung gar eine Reduktion der Bakterienmenge annimmt, möchte ich bezweifeln, etwas Derartiges kann durch das enorme Wachstum dieser Eier ja leicht vorgetäuscht werden. Jedes Ei besitzt bei Periplaneta also zu Beginn seiner Entwicklung an beiden Polen eine haubenförmige Bakterienansammlung, die durch vereinzelte an der übrigen Oberfläche gelegenen Individuen verbunden sind.

Blochmann und Mercier haben angenommen, daß zunächst die Epithelzellen selbst dicht von den Symbionten erfüllt werden und mir selbst schien es, wie wenn einer unzweifelhaften freilebenden Phase erneut eine intrafollikuläre folgen würde, aber Fränkel hat hierfür keinerlei Anhaltspunkte gewonnen und es scheint, daß solche Annahmen lediglich durch schräge Schnittführungen vorgetäuscht wurden.

Dagegen stimmen Mercier und Fränkel in der Beobachtung überein, daß die Bakterien in den Eiern schließlich ganz beträchtlich an Größe verlieren und das Bild der in hungernden Tieren lebenden Symbionten gewähren. Der außerordentlich gesteigerten Vermehrungstätigkeit kommen offenbar auf und in den Eiern nicht entsprechend günstige Ernährungsbedingungen entgegen.

Fränkel hat zum ersten Male auch die Übertragungsverhältnisse bei einigen anderen Blattiden zum Vergleich herangezogen. Dabei hat sich gezeigt, daß das, was bei der Infektion des Periplanetaeies wesentlich erscheint, beibehalten wird, im übrigen aber Varianten vorkommen können. Die frühen Stadien waren überall die gleichen. Bei Blatta aethiopica, Homalo demascruralis, Epilampra grisea und Heterogomia aegyptica findet ebenfalls eine Konzentration an beiden Polen statt, und zwar in jüngeren Eiern als dies bei Periplaneta der Fall ist, noch vor der Dotterbildung. Die bedeutenden vorausgehenden Konzentrationen an den Seiten der Pole scheinen aber bei ihnen zu fehlen. Am stärksten häufen sich die Bakterien an den Eipolen von Heterogomia an, die hierin Periplaneta in erheblichem Maße übertrifft. Etwas abweichend verhält sich Blatta germanica und Platyzosteria armata, bei denen eine dicke Bakterienschicht das Ei umzieht, bei ersterer findet sich eine unbedeutende Konzentration am hinteren Pol. Vom legereifen Ei der Blatta germanica gibt Heymons an, daß eine unbedeutende Ansammlung sich am Vorderende befindet, eine zweite in der Mitte der konvexen Dorsalseite.

Was die Infektion des Eies selbst anlangt, so ist Fränkel auf eine interessante Variante derselben bei Homalo demascruralis und Heterogomia aegyptica gestoßen; hier wandern die Stäbchen nicht diffus ein, sondern geraten durch einen merkwürdigen Faltungsprozeß der Eioberfläche in dasselbe, der schon an jungen Eiern, besonders schön bei der letzten Art zu studieren ist. Die Falten, die dabei auftreten, schneiden tief in das Eiplasma ein, am tiefsten an den Eipolen, während sie an den Seiten allmählich verstreichen (Fig. 37).

Auch über das Verhalten der Bakterien während der Embryonalentwicklung sind wir durch die Arbeiten von Weehler (1889), Cholodowsky (1891) und vor allem Heymons (1892) recht gut unterrichtet. Letzterer hat neben Blatta germanica auch Periplaneta, Ectobia livida und lapponica herangezogen; zunächst seien die verwickelten Schicksale der Symbionten nach seinen Erfahrungen

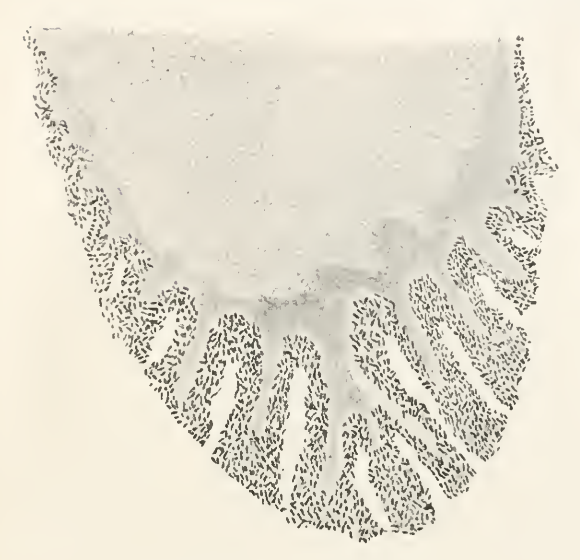


Fig. 37. Aufnahme der Bakterien in das Ei von Heterogomia aegyptica (Blattiden). Originalzeichnung von H. Fraenkel.

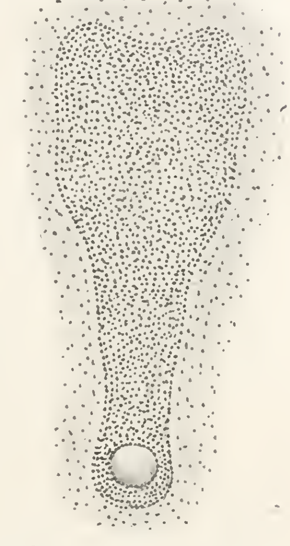


Fig. 38. Keimstreif von Periplaneta mit der durch die Bakterien verursachten Unterbrechung. Nach Heymons.

an Periplaneta geschildert. Nachdem durch Aufsteigen der Furchungszellen nach der Eioberfläche ein Blastoderm gebildet wurde, verdichtet es sich einige Tage nach Ablage des Kokons besonders am hinteren Ende in der Gegend der einen der beiden Bakterienansammlungen. Hier geht auch unter lebhaften Zellteilungen die Bildung des Keimstreifens vor sich. Fig. 38 gibt ihn künstlich ausgebreitet wieder. Wenn ich Heymons richtig verstehe, verursacht dabei der Symbiontenhaufen an seinem hinteren Ende eine Unterbrechung in seinem Zellengefüge, und wenn sich jetzt die Amnionfalte vom hinteren Rande des Keimstreifens her über diesen legt und ihn allmählich überwächst, drängt sie, wenn sie vor den Bakterien entspringt, diese in den Dotter ab oder schiebt sie, wenn sie hinter ihnen ansetzt, vorübergehend in die Amnionhöhle hinein.

Dabei werden sie dann von vereinzelten Dotterzellen, die sich ihnen angelegt hatten, begleitet. Ihr Aufenthalt ist hier aber auf alle Fälle nur ein vorübergehender, sie bleiben durch die erwähnte Lücke stets mit dem Dotter im Zusammenhang und sinken durch diese auch später in den Dotter zurück, worauf die Unterbrechung von Elementen des Keimstreifens verschlossen wird. Während die Masse nun zunächst hier in der hinteren Region des Keimstreifens, stets von einer Gruppe von Dotterkernen umstellt, verharrt, vergrößert sie sich durch Teilung der Bakterien rasch und beträchtlich.[1] Auch die Dotterkerne vermehren sich und dringen jetzt zum Teil zwischen die Stäbchen hinein. Beide Prozesse halten auch an, wenn im Laufe der weiteren Entwicklung der ganze Komplex immer tiefer in den Dotter gerät und sich dabei vom hinteren Pol ungefähr in der Mittelachse des Eies nach vorne bewegt. Die Dotterkerne wachsen sogar zwischen den Bakterien vielfach zu Dimensionen heran, die die frei im Dotter vorkommenden um ein Mehrfaches übertreffen, nehmen unregelmäßige Gestalten an und schnüren Fortsätze ab, die sich selbst wieder teilen können, wie uns ähnliche Vorgänge bei Camponotus noch begegnen werden.

Auf solche Weise ist schließlich ein voluminöses Organ geworden (vgl. ein entsprechendes Stadium von Ectobia, Fig. 46), zu dessen Bildung auch die zweite Infektionsmasse am vorderen Pole beiträgt; wie diese sich ebenfalls der bisher geschilderten Portion entgegenbewegt, führt Heymons nicht näher aus. Wenn die Umrollung vollzogen ist, die den Embryo aus dem Dotter und der Amnionfalte wieder herauszieht, liegt es ungefähr im Zentrum des Eies, dorsal vom Kopfende des Embryos.

Damit ist das Schicksal der Symbionten aber noch keineswegs völlig geschildert; wenn jetzt durch Umwachsung vom Anfangs- und Enddarm her die gesamte Dottermasse in das Lumen des Mitteldarms gelangt, geraten natürlich auch sie in dasselbe (Fig. 39). Sie sind gewissermaßen versehens an eine ganz andere Stelle gekommen, als es ihr Sitz im Körper des fertigen Insektes verlangt. In letzter Stunde aber entrinnen sie dem Mitteldarm, dessen Inhalt an Reservestoffen und Dotterkernen der Resorption verfällt. Schon fließen die Kerne zwischen den Bakterien zum Teil zusammen und erzeugen große, unregelmäßige Chromatinhaufen, da macht sich bei den Bak-

1) In meiner ersten Symbiontenstudie ist ein bedauerlicher Irrtum vorgekommen, indem eine Figur, die dieses Stadium illustriert (S. 27, Fig 13) versehentlich als auf einen Zikadenembryo bezüglich bezeichnet wurde.

terien eine zentrifugale Bewegung geltend, in Scharen wandern sie zwischen den Dotterballen auf das Darmepithel zu, durchdringen dieses und geraten so in den embryonalen Fettkörper, um hier um



Fig. 39. Schnitt durch einen älteren Periplaneta-Embryo, die Symbionten im Darmlumen zeigend. Nach Heymons.

einige Kerne wolkenartige Ansammlungen zu erzeugen, das heißt, durch ihr Eindringen eine Anzahl Zellen zu den definitiven Bakteriocyten zu stempeln. Die ursprünglich seit der Zeit der Blastodermbildung die Bakterien begleitenden Zellen aber gehen gleich

den übrigen Dotterelementen zugrunde, ohne daß sie sich vorher zerstreuen.

Vergleicht man andere Blattiden, so ergibt sich ganz Ähnliches. Cholodowsky hatte schon vor Heymons bei Blatta germanica gesehen, daß die Symbionten in den Mitteldarm geraten und von hier sekundär in den Bereich des Mesoderms gelangen. Heymons konnte dies noch dahin ergänzen, daß hier bereits zu Beginn der Umwachsung des Dotters durch den Keimstreifen ein Teil der Bakterien eine beträchtliche Ansammlung inmitten des Dotters bildet; bei Ectobia dagegen erreicht eine solche Konzentration den Höhepunkt, hier wird ein außerordentlich voluminöses Gebilde inmitten des Dotters formiert, das, von Dotterzellen durchsetzt und umhüllt, stark färbbar und scharf umschrieben, wie ein ganz selbständiges Organ sich ausnimmt (Fig. 40).

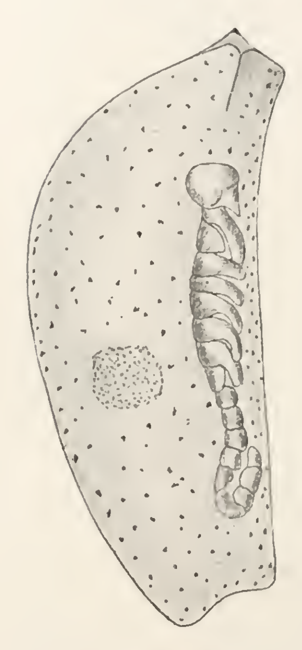


Fig. 40. Embryo von Ectobia mit der mächtigen Bakterienansammlung im Dotter. Nach Heymons.

Heymons ist der Meinung, daß die Bewegung der Bakterien während der Embryonalentwicklung eine aktive ist und stellt sich damit in den Gegensatz zu Cholodowsky, der annimmt, daß die Dotterzellen als Vehikel dienen. Tatsächlich läßt sich ja auch der Umstand, daß am Schluß die Symbionten diese Zellen verlassen und sich auf das Darmepithel zu bewegen, nicht gut anders deuten, als dies Heymons will.

Soviel über das Verhalten der Bakterien im Körper des Wirtes. Mercier ist es jedoch auch gelungen, dieselben außerhalb des Tieres in Reinkulturen zu züchten. Er verwendete hierzu Periplaneta und gewann das Ausgangsmaterial, indem er Kokons derselben, in denen von einer wasserhellen Flüssigkeit bespült in zwei Reihen angeordnet eine ganze Anzahl Embryonen vereinigt werden, an einem Ende öffnete und auf sterilem Wege mit einer Pipette etwas von dem Inhalt entnahm. Die Flüssigkeit selbst enthält keine Keime, zerstört man dabei aber einen Teil der Embryonen, so erhält man auf den verschiedensten Nährböden Kulturen des symbiontischen Bakteriums. Mercier benutzte hierzu Bouillongelatine, Kartoffeln in Glyzerin,

Milch, gewöhnliche Bouillon und andere Nährböden. Die Wachstumsform ist von Fall zu Fall etwas verschieden, die Bakterien halten sich auf der Oberfläche der festen Nährböden, ihre Kolonien erscheinen nach der Peripherie zu infolge der Bildung längerer Fäden fein gestrichelt, bei flüssigen entsteht zunächst eine Haut, von der dann alsbald Teile zu Boden sinken, die in Bouillon zumeist in Sporulation begriffen sind. Hinsichtlich weiterer spezieller Charakteristika muß auf Merciers Arbeit verwiesen werden.

Die Bakterien selbst besitzen stets die Formen, die auch im Wirt zu finden sind; die untergetauchten sind durchschnittlich kleiner. Wichtig ist vor allem die Feststellung, daß sie beweglich sind und daß sich mit aller wünschenswerten Deutlichkeit allseitig ihnen ansitzende Geißeln nachweisen lassen (Fig. 35). Die Sporen sind oval; während ihrer Bildung bekommen die Bakterien vielfach die Trommelschlegelgestalt, die uns auch schon im Wirtsorganismus, hier aber nur unter ungünstigen Bedingungen, begegnet ist; in anderen Fällen liegen in längeren Fäden bis zu neun Sporen hintereinander.

Über die Rolle des Bacillus cuenoti im Stoffwechsel der Blattiden wissen wir leider bis jetzt nichts, obwohl die Leichtigkeit, mit der man von ihnen Kulturen gewinnen kann, dazu auffordert, seine physiologischen Eigenschaften genauer zu studieren. Es bleibt uns hier nur übrig, auf den ausgesprochen omnivoren Charakter der Wirtstiere hinzuweisen; die in den menschlichen Wohnungen lebenden Formen machen sich so ziemlich über alles, was sie mit ihren Mandibeln zerkleinern können, ziehen aber nach Tümpel Stoffe pflanzlicher Herkunft solchen tierischer Natur vor. Erstere, insbesondere in vermoderndem Zustand, stellen auch den Hauptteil der im Freien lebenden Arten dar; Ectobia lapponica, die im Norden auch in die Häuser geht, nährt sich aber dort vornehmlich von getrockneten Fischen.

b) Ameisen

Auch die bei gewissen Ameisen vorkommenden intrazellularen Symbiosen wurden von Blochmann entdeckt (1884, 1887). Einmal fand er bei Camponotus ligniperda in der Wandung des Mitteldarmes eigentümliche Zellen, die von bakterienähnlichen Stäbchen erfüllt sind, und dann begegneten ihm in jungen und älteren weiblichen Larven von Formica fusca in der Nähe der Ovarien zwei Zellgruppen, in denen ähnliche Gebilde eingeschlossen waren, während hier das Darmepithel nichts Derartiges aufwies. Für die selbständige

Natur dieser Strukturen konnte er anführen, daß er bei den Objekten ein Übertreten in die Eizellen beobachtete. Auf einem ziemlich frühen Stadium schon ist das Protoplasma des Camponotus-Eies von ganzen Bündeln von Fäden durchzogen, die vorher in den Follikelzellen aufgetaucht waren; und ganz Analoges spielt sich bei Formica fusca ab. Die eigentümlichen Befunde blieben aber in der Folge fast völlig unberücksichtigt und als Adlerz (1890) sich mit der Histologie des Camponotus-Darmes beschäftigte, ging er auf die Bloehmannsche Deutung gar nicht ein, sondern erklärte die pilzerfüllten Zellen als regenerative Teile des Epithels, denen zugleich eine sekretorische Rolle zukommt.

Wesentlich bereichert wird die Kenntnis der Ameisensymbiose jedoch durch Strindbergs „Embryologische Studien an Insekten" (1913), allerdings ohne Wissen des Autors. Denn auch er berücksichtigt zwar die Anschauung Blochmanns gar nicht, beschreibt aber ziemlich genau die entwicklungsgeschichtliche Herleitung des rätselhaften Zellmateriales sowohl bei Camponotus als auch bei Formica, wobei er allerdings seinen Inhalt für Mitochondrien erklärt. Damit verschließt er sich natürlich den Weg zu einem restlosen Verständnis der seltsamen embryologischen Verhältnisse, auf die wir sogleich näher eingehen werden. Übersetzt man jedoch seine Angaben in der unserer besseren Einsicht entsprechenden Weise, so gewinnt man ein hinreichend klares Bild von den Schicksalen der Symbionten während der Entwicklung des Wirtes.

Außerdem habe ich mich selbst seit einer Reihe von Jahren immer wieder mit Camponotus, einem in mehrfacher Hinsicht sehr interessanten Objekt, beschäftigt und in früheren Arbeiten einiges über die weitere Verbreitung der Symbiose innerhalb der Gattung (1913) und über die Einzelheiten bei der Eiinfektion (1918) veröffentlicht. Da ich mich außerdem auch mit der Entwicklung von Camponotus befaßte und die von Strindberg beschriebenen Prozesse aus eigener Anschauung kenne, vermag ich im folgenden eine ziemlich erschöpfende Schilderung der Verhältnisse, wie sie bei Camponotus liegen, zu geben. Für Formica gilt dies jedoch leider bis jetzt nicht.

Alle Stände von Camponotus besitzen die Symbionten in gleicher Weise. Sei es eine Königin, ein Männchen oder eine Arbeiterin, stets erscheint auf den ersten Blick das Mitteldarmepithel, aber auch nur dieses, in seinem ganzen Verlauf aus zwei ganz verschiedenen Zellsorten zusammengesetzt. Fig. 44 *b* gibt einen Ausschnitt desselben von einer sehr jungen weiblichen Larve, die

unmittelbar vor dem Verlassen der Eihülle steht. Das Darmlumen wird von großen, flüssigkeitsreichen Zellen bekleidet, in deren grobschaumigem Plasma Kerne mit einem unregelmäßigen Nukleolus und ziemlich grobscholligem Chromatin liegen, dahinter aber folgt eine zusammenhängende Schicht annähernd rundlicher Zellen, die sofort durch ihren seltsamen Bau auffallen. Um den ovalen Kern, der wohl einen ähnlichen Nukleolus, aber ein chromatinärmeres, weitmaschigeres Gerüstwerk besitzt, ziehen mächtige Bündel langer dünner Schläuche, in denen wir nicht etwa mit Strindberg „Mitosomen" zu sehen haben, sondern symbiontische Pilzfäden. Sie nehmen den Plasmaleib vollständig ein, beziehungsweise verdrängen ihn derartig, daß kaum mehr etwas von ihm zu sehen ist. Die Schläuche ziehen nicht unregelmäßig kreuz und quer, sondern verlaufen große Strecken parallel nebeneinander her, so daß sie bald völlig geschlossene Ringe um den Kern bilden, bald bündelweise quer getroffen, als lauter kleine Kreise im Schnitt erscheinen. Tatsächlich handelt es sich jedoch nicht um ein zweischichtiges Epithel, sondern die pilzfreien Zellen und die Mycetocyten ruhen beide auf der Basalmembran, nur werden die basalen Teile der ersteren, solange die Pilzzellen so dicht aufschließen, vielfach verdeckt. An älteren Epithelien, deren resorbierende Darmzellen dann noch wesentlich gewachsen sind, erkennt man mit aller Deutlichkeit, daß tatsächlich die Mycetocyten gleich interstitiellen Reserveelementen zwischen diese eingekeilt sind. Hinter den beiden Zellsorten schließt sich dann die Darmmuskulatur an. Im Darm älterer Larven, Puppen und Imagines findet man alle Elemente beträchtlich gewachsen; ein entsprechender Ausschnitt bei gleicher Vergrößerung würde auf einer Seite des Buches nicht mehr Platz finden, die Mycetocyten strecken sich nun vielfach keulenförmig, an ihrer Basis schieben sich zahlreiche neue Zellen mit gleichem Inhalt ein, die oft nur sehr bescheidene Dimensionen besitzen; es geht also eine rege Vermehrung derselben vor sich, ohne daß ich leider entscheiden kann, ob auf mitotischem oder, was mir wahrscheinlicher dünkt, auf amitotischem Wege. Gleichzeitig ändert sich insofern das histologische Bild, als nun die pilzfreien Zellen hohe Bürstenbesätze erhalten und in ihnen die charakteristischen, konzentrisch geschichteten Stoffwechselprodukte auftreten, die auch bei zahlreichen anderen Insekten im Darmepithel sich finden und geformte Exkrete darstellen dürften. Einwandfreie Übergänge zwischen den beiden Zellsorten sind mir nie begegnet.

Blochmann nannte seinerzeit nur Camponotus ligniperda als Träger jener seltsamen Zellen, auch Strindberg und Adlerz haben keine Angaben über eine eventuelle weitere Verbreitung der Erscheinung gemacht. Ich habe deshalb eine Reihe anderer Camponotus-Arten daraufhin geprüft und gefunden, daß sie samt und sonders die gleichen Verhältnisse zeigen; dies gilt für Camponotus senex Smith aus Mexiko, für C. maculatus F. ssp. congolensis Em. vom Mesuradokap, C. maculatus F. ssp. atramentarius F. var. liocuensis aus Daressalaam, C. maculatus F. ssp. brutus aus Liberia und C. rectangularis Em. ssp. rubroniger. Bei all diesen, aus drei Erdteilen stammenden Arten ist das histologische Bild, von Größenschwankungen abgesehen, ganz das gleiche, so daß wir also sagen können, daß diese Form der Symbiose ein konstantes Merkmal der Gattung Camponotus darstellt. Verschiedentlich angestellte Stichproben bei anderen Gattungen blieben aber bis jetzt ergebnislos.

Die besonderen paarigen, pilzhaltigen Zellgruppen, die Blochmann im Abdomen von Formica fusca auffand, ohne sie genau zu beschreiben, habe ich noch nicht Gelegenheit gehabt, näher zu untersuchen. Strindberg hat sie jedoch am gleichen Objekt wiedergefunden und wir werden sehen, daß entwicklungsgeschichtliche Gründe vorliegen, die vermuten lassen, daß auch andere Formica-Arten, sanguinea und rufa, Ähnliches, wenn auch vielleicht nicht so konzentriert und in geringerer Massenentfaltung besitzen, so daß ich annehmen möchte, daß es sich hierbei um ein entsprechendes Charakteristikum der Gattung handelt. Hier haben weitere Studien ergänzend einzugreifen. Das gleiche gilt hinsichtlich des feineren Baues und der systematischen Stellung der Pilze, über die zurzeit fast nichts bekannt ist. Die Dicke der Fäden schwankt beträchtlich, in Embryonen und jungen Larven ist sie wesentlich größer als später. Die Teilung ist natürlich eine quere. Im Innern der Schläuche, die durch unterdrückte Teilungen zu so beträchtlichen Längen anwachsen dürften, liegen intensiv färbbare Körner (Kerne?).

Die Übertragungsweise auf die Nachkommen, die Blochmann in Kürze für Camponotus und Formica beschrieben, habe ich bis jetzt nur bei Camponotus ligniperda verfolgt (1918). Sie geschieht auf dem Wege der Eiinfektion, die hier ungewöhnlich früh einsetzt. Sobald die jungen Ovocyten in den jüngsten Enden der Eiröhren hintereinander angeordnet und die Gruppe der jeweils dazugehörigen Nährzellen ihren Platz eingenommen haben, treten

in dem Plasma der Follikelzellen, die die Eizelle seitlich begrenzen, die ersten uns vom Darmepithel her bekannten Schläuche auf (Fig. 41 *a*). Sie müssen sich dort notwendig freigemacht haben und zwischen den Zellen treibend an den Follikel herangetragen worden sein. Während Ei- und Nährzellen ein klein wenig heranwachsen und die ersten „akzessorischen Kerne“, die ich an anderer Stelle ein-

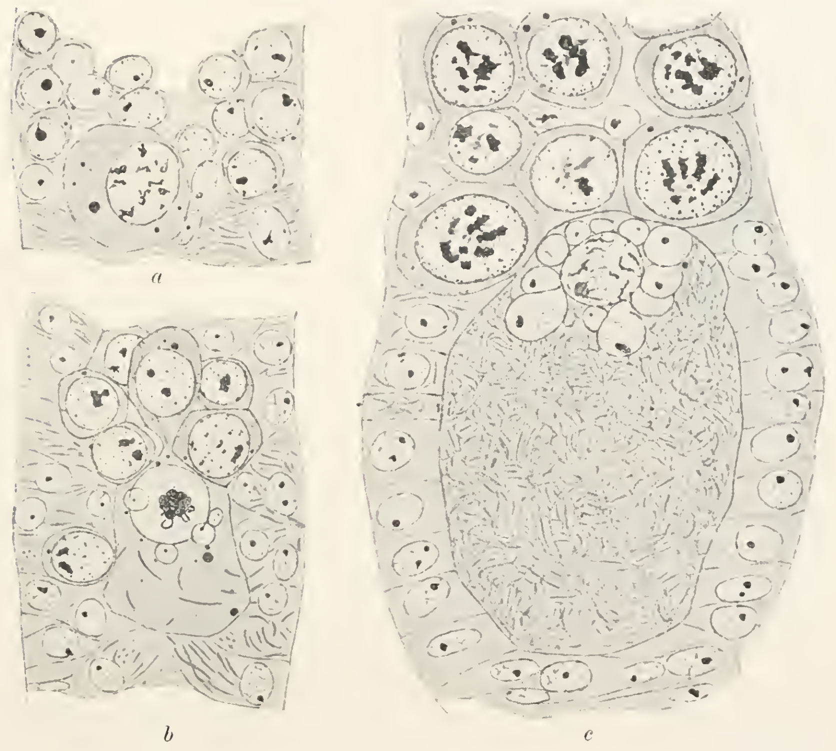


Fig. 41. Infektion des Camponotus-Eies durch die Symbionten. Nach Buchner.

gehend in ihrer großer Bedeutung für die Zellenlehre gewürdigt habe, um den Eikern herum auftreten, breitet sich nicht nur der infizierte Follikelgürtel auch um die Nährzellen aus, sondern tauchen auch die ersten Schläuche im Eiplasma selbst auf, das zu dieser Zeit noch völlig dotterfrei ist (Fig. 41 *b*). Der Zuzug vom Follikel in das Ei dauert nun eine Weile an und geht erst zu Ende, wenn die Eizelle etwa dreimal so lang geworden ist. Zu dieser Zeit ist der Follikel bis auf vereinzelte Zellen wieder völlig pilzfrei, die Eizelle selbst aber bietet ein höchst seltsames Bild (Fig. 41 *c*). Ihr Plasma erscheint wie ein dichter Fadenknäuel, lockenartige Bündel

durchziehen es nach allen Seiten, das tierische Plasma ist bis auf dünne Scheidewände zwischen den Pilzen verdrängt. Nirgends bleibt es frei von den sich offenbar in diesem neuen zusagenden Nährboden stürmisch vermehrenden Pilzen, die auch den im oberen Ende gelegenen, den Eikern umgebenden Haufen akzessorischer Kerne umflechten. Die Eizelle wächst noch beträchtlich weiter, ehe das Gleichgewicht in ihr wieder erreicht wird (vgl. die in meinen „Vergleichenden Eistudien I" gegebenen Bilder). Während man anfangs den Eindruck gewinnen konnte, daß hier eine parasitäre Überschwemmung das Ei bedrohen möge, läßt sich nun erkennen, wie die Wirtszelle die Oberhand wieder gewinnt, indem mit der Plasmabildung in ihr die Vermehrung der Symbionten nicht mehr Schritt zu halten vermag. Wir dürfen vermuten, daß hier eine chemische Regulation zu Hilfe kommt. Wenn das Ei nun Dotter aufzuspeichern beginnt und sein beträchtliches Wachstum fortsetzt, werden die Pilze immer mehr nach hinten zu abgedrängt und im legereifen Ei nehmen sie einen relativ geringen Raum am hintersten Ende ein. Man findet hier eine in der Mitte am mächtigsten entwickelte, kappenförmige Ansammlung zwischen dem Keimhautblastem und dem Dotter, z. T. auch zwischen die Dotterschollen sich erstreckend, die an den Seiten nach vorn zu allmählich ausläuft, ähnlich, wie sich hier bei den Blattiden eine besondere Bakterienansammlung bildete. Eine entsprechende am vorderen Pol fehlt jedoch bei Camponotus durchaus. Wesentlich unterscheidet sich ja auch die Infektion des Ameiseneies von jener durch den so sehr frühzeitigen Übergang der Pilze zu erneutem intrazellularem Leben.

Ich habe auch die rudimentären Ovarien der Arbeiterinnen zum Vergleich herangezogen und dabei die zunächst überraschende Erfahrung gemacht, daß auch in ihnen die für gewöhnlich ja auf einem sehr frühen Wachstumsstadium stehenbleibenden Ovocyten in ganz der gleichen Weise infiziert werden. Bedenkt man jedoch, daß es bei den Arbeiterinnen der Ameisen keine Seltenheit ist, daß sie im Notfalle zur Eiablage herangezogen werden, so erscheint die Einrichtung unbedingt als zweckmäßig.

Über die Infektion des Formica-fusca-Eies kann ich nur ergänzend hinzufügen, daß sie nach den Bemerkungen Blochmanns offenbar sehr ähnlich abläuft. Nur sollen die „Stäbchen" kleiner sein und nicht in so regelmäßige Bündel angeordnet.

Die Art, wie die Pilze von jenem hinteren Eipol im Laufe der Embryonalentwicklung an den definitiven Wohnplatz trans-

portiert werden, ist ungemein interessant und steht an Komplikation den entsprechenden Vorgängen bei den Schaben nicht nach. Leider ist die mir zur Verfügung stehende Serie von Camponotusentwicklungsstadien noch nicht ganz lückenlos, aber sie genügt doch, zusammen mit einer entsprechenden Umdeutung der Strindbergschen Angaben, die wesentlichen Züge festzulegen. Wenn die Furchungskerne zur Oberfläche des Eies aufsteigen, treten sie mit einiger Verzögerung auch in die hintere pilzerfüllte Zone ein und schließen hier, wenn sie, das Blastoderm erzeugend, Zellgrenzen um sich ausbilden, soweit diese Zone reicht, die Symbionten mit in diese ein.[1] Diese jüngsten embryonalen Mycetocyten stellen große, nach der freien Seite sich jeweils vorwölbende Zellen dar, die distal etwas pilzfreies Plasma, basal einige große Dottervakuolen in sich aufgenommen haben und im übrigen dicht mit den Schläuchen durchsetzt sind; an den Kernen treten merkwürdige Veränderungen auf, die an die Bildung der akzessorischen Kerne im Ei erinnern und die es verdienen, noch sorgfältig untersucht zu werden. Um den Hauptkern entsteht nämlich eine ganze Anzahl kleinerer und größerer Kerne, die seine Struktur wiederholen, ohne jedoch durch indirekte Teilung entstanden zu sein; sie lassen sich vielmehr auf kleine, nukleolenähnliche Körperchen zurückführen, um die sich je eine Vakuole legt, und ich nehme an, daß diese gleich den ganz ähnlichen Bildungsstadien der akzessorischen Kerne im Ei tatsächlich ausgetretene Nukleoli darstellen. Daß von einem solchen Vorgang zur Kernknospung und zur Kernzerschnürung eine lückenlose Reihe führt, liegt auf der Hand (Fig. 42).

---

1) Gleichzeitig spielt sich an diesem Pol ein zweiter Prozeß ab, den ich jedoch noch nicht lückenlos schildern kann. Schon früher entdeckte ich im hinteren Ende des Camponotus-Eies einen voluminösen Körper, wie er bei verschiedenen anderen Insekten auch vorkommt und als die Keimbahn begleitende Masse erkannt wurde, und beschrieb seine Entstehung (1915, 1918). Zu Beginn der Blastodermbildung ist er bereits zu einer dünnen peripheren Körnerschicht zerstäubt. Einige der Furchungskerne müssen daher die Pilze durchwandern, um sich lediglich mit diesem körnerhaltigen Plasma zu beladen. Ich vermute, daß diese zunächst zu hinterst gelegenen Urgeschlechtszellen („Polzellen") dann sofort etwas in die Tiefe des Eies zurücksinken und dicht hinter den sich gleichzeitig oder kurz darauf abgrenzenden Blastodermzellen haltmachen, wie dies z. B. bei Chironomus der Fall ist; denn hier finde ich auf dem vollendeten Blastodermstadium bereits zwischen dem Epithel und dem Dotter zwei symmetrische kleine, scharf umschriebene, pilzfreie und plasmaarme Zellgruppen, die nichts anderes als die ersten Anlagen der Gonaden darstellen können. Strindberg sind diese Verhältnisse entgangen.

Diese die Symbionten bergende Zone des Blastoderms setzt sich von dem übrigen Blastoderm, auf dessen Bau wir notwendig noch eingehen müssen, um die Weiterentwicklung zu verstehen, deutlich ab. Am entgegengesetzten Pole liegt eine ähnliche Haube pilzfreier Zellen, die dazwischen liegende Region aber zerfällt in zwei Abschnitte, einen vorderen, der oben, wo sich das Blastoderm zuletzt schließt, lange Zeit noch vom Dottersyncytium begrenzt wird, im übrigen aber aus kleineren, schmalen und viel dotter-

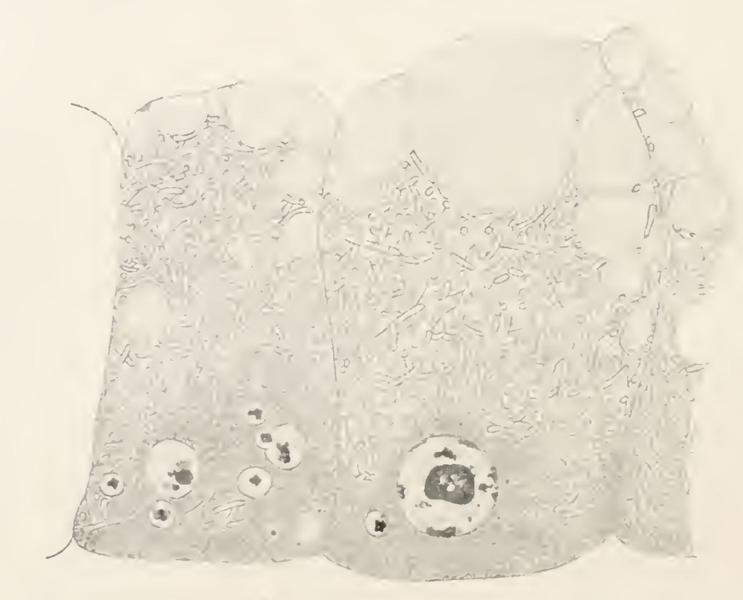


Fig. 42. Embryonale Mycetocyten vom hinteren Pole des Blastodermstadiums bei Camponotus. Original.

ärmeren Zellen aufgebaut wird, die sich in der Folge als das eigentliche embryonale, d. h. den Embryo im wesentlichen aufbauende Blastoderm bekunden, und einen hinteren, der wieder aus größeren, kubischen, dotterreichen Zellen besteht. Hier entsteht, besonders an der Ventralseite, an die Mycetocyten anschließend, eine Anzahl ganz besonders großer sowohl plasma- wie dotterreicher Riesenzellen, in denen sich auch noch vereinzelte Pilze zu finden pflegen. Strindberg, der den hochdifferenzierten Charakter des Camponotus-Blastoderms bereits in dieser Weise geschildert hat, spricht sich dahin aus, daß diese Riesenzellen durch allmähliche Verschmelzung mehrerer Furchungszellen so sehr anschwellen (er spricht von einem hier sich bildenden „Blastodermsyncytium"). Wenn er dafür an-

führt, daß sich in ihnen eine ganze Anzahl Kerne finden, so kann ich diesen Grund nicht ohne weiteres gelten lassen, denn diese liegen alle auf einem Haufen beisammen und sind in allen Größen vorhanden, wie wir dies auch in den sicher nicht aus mehreren Zellen verschmolzenen Mycetocyten gesehen haben (vgl. Fig. 43, unten eine solche Riesenzelle). Dazu kommt, daß sich alle Übergänge in plasmaärmere Blastodermzellen dieser Zone mit entsprechend kleineren Kernnestern feststellen lassen. Auch in den kleineren polygonalen Zellen hier und am oberen Pol kommen gelegentlich zwei oder mehr Kerne vor. Offenbar wurde die dem Mutterkerne aller dieser Furchungskerne, dem Eikern, ja innewohnende Fähigkeit, durch Emission von Chromatinteilchen, verbunden mit Kernbildung, seine Funktionen zu steigern, bei seinen Abkömmlingen beibehalten und äußert sich in dieser auffallenden Weise in verschieden starkem Maße. Das Riesenwachstum aber kann auf solche Weise als eine sekundäre Folge der funktionellen Rekordleistung angesehen werden, wofür auch spräche, daß das Plasma, das sich um die Kernhaufen sammelt, ungemein rein und dicht und so reichlich ist, daß man sich schwer vorstellen kann, daß es nur durch Konzentration ursprünglichen Eiplasmas entstanden ist.

Wir wurden durch diese ungewöhnlichen Verhältnisse, die ich noch weiter zu studieren die Absicht habe, etwas von unserem Thema abgezogen. Immerhin ist auch für dieses eine Klärung jener zellphysiologischen Fragen von Wichtigkeit, da an sich in Anbetracht der Tatsache, daß es in erster Linie die Mycetocyten sind, die eine solche Kernproliferation erfahren, der Gedanke nahe liegt, daß diese durch die ungewohnten Reize der fremden Insassen bedingt sind. Es sei hier an die Beobachtungen Nemecs erinnert, der gezeigt hat, daß durch den Reiz der parasitischen Heterodera (Nematoden) Riesenzellbildung in den Gallen auftritt und diese Hand in Hand mit zahlreichen Kernknospungen geht, oder an Angaben Burgeffs (1909), nach dem das Eindringen von Schläuchen der symbiontischen Wurzelpilze in die Orchideenzelle ein sofortiges beträchtliches Anwachsen des Kernes im Gefolge hat, und den ganz analogen Vorgang, den wir an den Kernen konstatierten, die die Bakterien der Blattiden während der Entwicklung begleiteten. Die Tatsache, daß auch völlig pilzfreie Zellen derartige Kernvermehrung erleiden, andererseits aber die so sehr überfüllten Mycetocyten des Darmepithels stets einkernig bleiben, und der Umstand, daß die akzessorischen Kerne nicht nur in dem reich infizierten Camponotus-

Ei, sondern in fast allen Hymenopteren-Eiern entstehen, gestattet jedoch nicht, solchen Annahmen hier weiteren Raum zu geben.

Wenn nun der Keimstreif aus dem oben angegebenen, kleinzelligen Material auf der Ventralseite seinen Ursprung nimmt, senkt er sich vorn, ohne gleichzeitig die Bildung eines Amnions zu veranlassen, derart nach der Rückenseite zu in den Embryo hinein, daß er sich zwischen das Dottersyncytium einerseits und die großzellige vordere Blastodermkappe andererseits schiebt und deren Zellen vollkommen abdrängt (Fig. 43). Diese runden sich hierbei ab, einige beginnen schon frühzeitig sich aufzulösen und grenzen, wie gesagt, ohne ein trennendes Amnion, unmittelbar an die Kopf- und Nackenregion des Embryos im engeren Sinn.[1] Am hinteren Ende läuft gleichzeitig ein ähnlicher Prozeß ab. Hier macht sich jedoch parallel dem Einsinken des Kaudalabschnittes des Keimstreifs eine nach oben und vorne gleitende Bewegung der ursprünglich vor ihm gelagerten Blastodermzellen der dritten Zone und der von Pilzen infizierten vierten Zone bemerkbar. Während jedoch die ersteren alsbald, nach hinten abgeschoben, hier liegen bleiben und

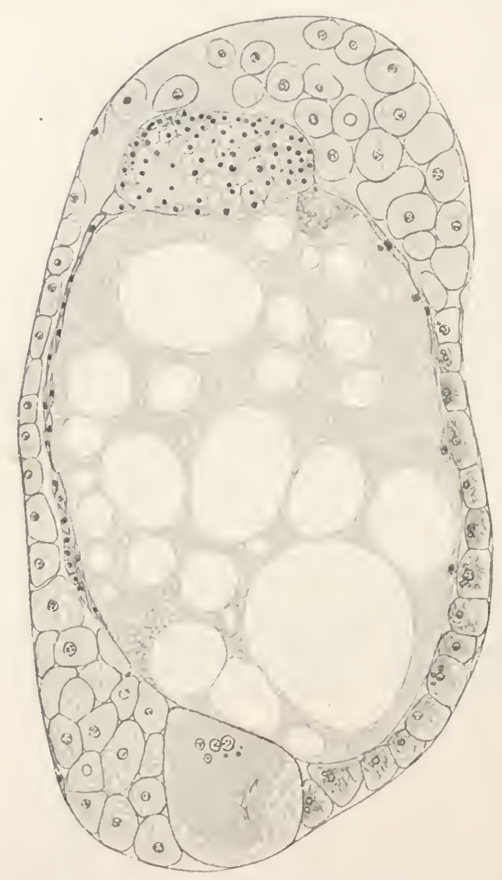


Fig. 43. Längsschnitt durch einen Camponotus-Embryo. Die Mycetocyten wurden nach der Rückenseite (rechts) verlagert. Original.

1) Ein Fehlen des Amnions kommt auch sonst bei Hymenopteren vor. Carrière und Bürger haben bei Polistes und Chalcidoma auch keines gefunden, obwohl Graber (1889) bei Formica rufa und Polistes mit Bestimmtheit von einem solchen spricht. Eine Serosa wird jedoch durch Abplatten einiger dem Chorion zunächst liegender Zellen gebildet.

eine ganz ähnliche extraembryonale Zellmasse bilden wie sie vorne entstand, rücken die Mycetocyten in einfacher Schicht vor dem auswachsenden Keimstreif her und werden so auf die ganze Dorsalseite befördert. Unsere Fig. 43 gibt diesen Augenblick, der für den histologischen Aufbau des Mitteldarmes entscheidend ist, getreu wieder. Auch die riesigen, plasmareichen, vielkernigen Zellen der dritten Zone machen, wie man an ihr sieht, diese Verschiebungen mit, treten aber nicht den kleineren extraembryonalen Genossen bei, sondern liegen wie ein Riegel zwischen diesen und den Mycetocyten, und es sieht fast aus, wie wenn sie es wären, die die letzteren vor sich her schöben. Wenn sich die Rückenseite des Embryos schließt, werden sie mit den Mycetocyten in den Embryo einbezogen, ohne jedoch an seinem Aufbau teilzunehmen. Nach Strindbergs Angaben gehen sie kurz vor dem Ausschlüpfen der Larven mitsamt den Kernen zugrunde, ohne daß man bis jetzt ihre entwicklungsphysiologische Bedeutung, die sie doch besitzen müssen, kennt.

Sobald die Mycetocyten über dem dorsalen Teil des Dottersyncytiums angelangt sind, haben sie auch Fühlung mit dem embryonalen Mitteldarmepithel bekommen, das nun in Form starkabgeplatteter, zunächst nur spärlich vorhandener, viel Dotter einschließender Zellen sich auf dessen Oberfläche ausbreitet. Beide so verschieden geartete Zellschichten liegen jetzt dicht hintereinander (Fig. 44*a*). Auch die Ausdehnung der beiden deckt sich allmählich vollkommen, denn, wie Querschnitte aufs deutlichste zeigen, breiten sich jetzt die Mycetocyten hinter dem Mitteldarmepithel hufeisenförmig herumgreifend und sich endlich in der Ventrallinie begegnend, allseitig aus.

Damit scheint auf den ersten Blick die Überleitung in den eingangs geschilderten Bau des larvalen Darmes vollendet zu sein. Es besteht jedoch noch eine Schwierigkeit, die bis jetzt nicht völlig geklärt ist. Während die Zellen des eigentlichen Mitteldarmepithels nur ihren Dotter zu verdauen und unter Vermehrung dichter aufzuschließen brauchen, um das Bild des definitiven Zustandes zu bieten, besteht noch ein großer Kontrast zwischen den embryonalen und den larvalen Mycetocyten, der es möglich erscheinen läßt, daß sie nicht identisch sind. Vor allem ist ihr Kernapparat ein vollständig anderer, abgesehen von der Vielzahl der Kerne ist die feinere Struktur derselben, wie ein Blick auf Fig. 44*a* und *b* lehrt, eine völlig verschiedene; die beträchtliche Reduktion der Größe könnte man sich ja durch die nötigen sukzessiven

Teilungen herbeigeführt denken. Strindberg glaubt jedoch an einer Kontinuität der Mycetocyten festhalten zu müssen, ohne allerdings den großen cytologischen Unterschieden Aufmerksamkeit zu schenken; für ihn wäre ja auch ein Umladen der fädigen Einschlüsse,



Fig. 44. *a*) Anlage des Mitteldarmepithels und Mycetocyten von einem Camponotus-Embryo. *b*) Mitteldarmepithel einer Camponotuslarve kurz vor dem Verlassen der Eihülle, mit den Mycetocyten. Original.

in denen er tierische Zellbestandteile, Mitosomen, sieht, von einer Zelle in die andere ein allzumerkwürdiger Vorgang. Erkennt man dieselben jedoch als symbiontische Pilze, so liegt etwas Derartiges wohl im Bereiche des Möglichen. Verließen ja auch die Bakterien von Periplaneta die embryonalen Elemente, die ihnen nur eine Weile als Vehikel dienten, um in die definitiven Mycetocyten einzuwandern

und werden wir einen ähnlichen Wechsel auch noch bei Anobien und Aleurodes wieder finden. Zudem teilt Strindberg selbst Einzelheiten aus dieser Phase, für die ich nicht genügend alte Stadien besitze, mit, die sich sehr wohl auf eine Übertragung der Symbionten auf andere Zellen beziehen ließen. Zwischen den Mycetocyten liegen bereits auf dem Stadium unserer Fig. 44 *a* einzelne sternförmig ausgezogene pilzfreie Zellen, die als künftige Mycetocyten in Frage kommen. Nach Strindberg soll zu dieser Zeit eine merkwürdige Sonderung innerhalb der „mitosomenhaltigen" Zellen vor sich gehen, indem die besonders pilzhaltigen Zellen samt ihren Kernen zusammenschrumpfen und mit ihresgleichen scheinbar Anastomosen bildend eine Art Netzwerk erzeugen, in dessen Lücken andere, kugelrunde Zellen liegen, die nur spärliche Pilze führen, dagegen oft mehrere Kerne und stets noch zahlreiche Dottereinschlüsse. Die ersteren sind die Elemente, die den Darm dauernd umhüllen, die letzteren aber werden später immer weniger; da Strindberg jedoch keine eigentliche Degeneration an ihnen beobachtete, nimmt er an, daß sie sich doch allmählich in den ersten Typus umwandeln.

Ich möchte den Tatsachen aber doch eine andere Deutung geben und bin ziemlich sicher, daß zu dieser Zeit die Pilze allmählich in die kleineren, hinter dem eigentlichen Mitteldarmepithel liegenden, sternförmigen Zellen übertreten, die dichtes, frisches Plasma und einen mit den definitiven Mycetocyten harmonierenden Kernbau besitzen und sich jetzt lebhaft vermehren, die embryonalen Mycetocyten aber, pilzärmer werdend, sich zwischen ihnen abkugeln und allmählich resorbiert werden, wie dies auch mit den vereinzelte Pilze enthaltenden Riesenzellen geschieht und den Zellansammlungen an beiden Polen; auch in der einen oder anderen dieser dem Untergang verfallenden Zellen des hinteren Poles und in hinteren Teilen des zentralen Dottersyncytiums findet man übrigens gelegentlich versprengte Pilze, die den Weg in die Mycetocyten der Larve nicht mehr finden dürften.

Selbst wenn meine mutmaßliche Darstellung dieser späteren Schicksale sich als richtig herausstellt, ist damit aber noch nicht die Frage entschieden, ob die Mycetocyten der Larven, Puppen und Imagines entwicklungsgeschichtlich dem Mitteldarm zuzurechnen oder anderer Herkunft sind. Strindbergs Auffassung führt ihn natürlich dazu, von einer „extraembryonalen" Natur der Zellen zu sprechen, d. h. von Elementen, die nicht vom Keimstreif herzuleiten

sind, sondern unmittelbar vom Blastoderm sich sondern. Tatsächlich werden wir in der Folge immer wieder sehen, daß ein derartiger extraembryonaler Charakter für die Mycetocyten und Mycetome die Regel ist. Hier aber ist die Frage zunächst nicht mit Sicherheit zu beantworten; eine Identität mit den echten Mitteldarmzellen erscheint mir aber sehr unwahrscheinlich zu sein. Erfahrungen, die wir später noch an den Symbionten der Pedikuliden machen werden, berechtigen uns, von einem häufigen Drang der Mycetocyten zu reden, sich über den Darm auszubreiten und in möglichst enge Beziehungen zu seiner Oberfläche, bzw. zu den sorbierenden Zellen zu treten, der soweit gehen kann, daß auch zweifellos extraembryonale Zellen sich ähnlich in das Epithel einkeilen. Ein solcher vermag auch hier eine scheinbare Zugehörigkeit zum Entoderm vorzutäuschen; es gilt also, die Herkunft jener zunächst pilzfreien, hinter und zwischen den anfänglichen embryonalen Mycetocyten auftauchenden Zellen genauer zu studieren.

Erfreulicherweise sind wir an der Hand der Strindbergschen Untersuchung auch in der Lage, die Verhältnisse bei den Formica-Arten mit denen bei Camponotus zu vergleichen. Bei Formica fusca werden auf dem Blastodermstadium am hinteren Pole, wo wieder besonders hohe Zellen sich finden, frühzeitig einige derselben nach innen verlagert, die mit den oberflächlich verbleibenden ein Klümpchen bilden, das sich später durch seinen Reichtum an Mitosomen (= Pilzen) auszeichnet. Dies ist jedoch erst der Fall, wenn nun der Keimstreif nach hinten und oben auswächst, dabei die fragliche Zellmasse bruchsackartig nach innen abdrängt und sich über die Mündung der Einstülpung hinwegschiebt. Die jetzt pilzreichen Elemente ordnen sich dabei radiär um das Lumen. Mitosen finden sich in ihnen nur in der ersten Zeit. Ganz isoliert verlöten die Ränder der Einstülpung und es entsteht eine solide Zellmasse. (Ob tatsächlich die Blastodermzellen zunächst pilzfrei sind und vielleicht erst infiziert werden, wenn sie mit den tiefer im Dotter liegenden Symbionten in Berührung kommen, oder ob sie nur anfangs spärlich besiedelt sind, bleibt ungewiß.) Anfangs wenig scharf abgegrenzt stellt sie bald eine völlig selbständige Bildung dar, die zunächst hinter die den gesamten Dotter umspannende Mitteldarmanlage zu liegen kommt, bei der Ausbildung des Enddarmes aber nach der Ventralseite und zugleich nach vorne geschoben in dem Raum zwischen Mitteldarm, Enddarm und Bauchganglienkette ihren Platz findet. Noch in den Larven ist sie hier vorhanden, teilt sich

aber offenbar früher oder später in zwei gesonderte Zellhaufen, da sie ja ohne Zweifel mit den von Blochmann zuerst gesehenen Pilzgruppen identisch ist.

Ihre Entwicklungsgeschichte ist demnach eine wesentlich einfachere, dem bei Hemipteren zu Schildernden sich mehr nähernde. Dies hängt einmal damit zusammen, daß der definitive Platz der Mycetocyten nur geringfügige Wanderungen bedingt und ein Ausschwärmen der Zellen unnötig macht und daß es ferner offenbar zu keinem Umladen der Pilze kommt, sondern die extraembryonalen Blastodermzellen dauernd als solche beibehalten werden; auch werden bei Formica die vorderen und hinteren degenerierenden Dotterzellkappen nicht gebildet. Wir werden nicht fehlgehen, wenn wir in einem solchen Verhalten das ursprünglichere sehen und in den Abänderungen, die bei Camponotus eingetreten sind, die Folgen der eben betonten Tendenz, engere topographische Beziehungen zum Darmrohr zu gewinnen, erkennen.

Blochmann teilte über andere Formica-Arten nichts mit, wenn wir aber Strindbergs Bemerkungen über die Entwicklung von Formica sanguinea und Formica rufa lesen, so wird es höchstwahrscheinlich, daß auch sie der Mycetocyten nicht entbehren. Denn bei ersterer wird ebenfalls eine genau polare Blastodermeinstülpung, wenn auch nur aus wenigen Zellen, gebildet, die zu einer kleinen, rundlichen Masse formiert und an die gleiche Stelle befördert wird, wie bei Formica fusca, wo sie nur noch eine Zeitlang nach der Bildung des Mitteldarmepithels zu sehen ist. Und bei Formica rufa kommt zwar keine Einstülpung vor, aber es wird an der entsprechenden Stelle eine Anzahl Zellen einfach nach innen gedrängt und überwachsen. Diese sollen allerdings frühzeitig degenerieren und während der Bildung des Mitteldarmes schon verschwunden sein. Bei Formica sanguinea, schreibt Strindberg, sind „allem Anschein nach“ in den extraembryonalen Elementen keine Mitosomen vorhanden, von Formica rufa erwähnt er nichts Diesbezügliches.

Vergleicht man die zweifellos homologen Sonderungsprozesse am hinteren Pol des Blastodermstadiums bei Camponotus und den Formica-Arten, so fällt es schwer, sie bei Formica sanguinea und rufa anders zu deuten, als durch dort gelegene Symbionten bedingt. Strindberg, der den cytologischen Verhältnissen ja wenig Aufmerksamkeit schenkte, dürfte sie hier übersehen haben. Die Angaben, daß diese Zellgruppen bei beiden Arten verschieden schnell schwinden, möchte ich so deuten, daß hier vielleicht die Pilze, die

offenbar unscheinbarer sind, auf späteren Stadien nicht mehr in spezifischen Zellen wohnen, sondern entweder das Fettgewebe allseitig durchsetzen oder die Nähe des Darmes aufsuchen. Auch hier wieder müssen wir an noch anzustellende Untersuchungen appellieren.

Das gleiche gilt, wenn wir die Frage nach der Bedeutung des Zusammenlebens für die Ameisen aufwerfen. Daß es sich hierbei um eine ernährungsphysiologische Rolle handelt, dafür spricht die Histologie des Camponotus-Darmes und die Mühe, die sich, wenn ich so sagen darf, der Embryo gibt, seine Pilze dorthin zu schaffen, deutlich genug. Des näheren können wir sie jedoch zurzeit nicht präzisieren. Auch die Ernährungsweise der Wirte gibt uns hierbei keine Fingerzeige, es handelt sich ja um Tiere, die in keiner Weise einseitig an eine im allgemeinen vielleicht schwer verwertbare Nahrungsquelle angepaßt sind, sondern in gleicher Weise Süßigkeiten, Blattlausexkremente, Insektenleichen und zum Teil auch Körner zu sich nehmen.

3. Symbiose der holzfressenden Insekten

a) Anobiinen

Bereits seit etwa zwanzig Jahren wissen wir, daß Anobium paniceum, ein in den verschiedensten Speisevorräten, vor allem aber in Kleie lebender kleiner Käfer, regelmäßig in einem begrenzten Teil seines Darmepithels fremde Mikroorganismen beherbergt. Karawaiew beschrieb 1899 eigentümliche Blindsäcke, die sich am Anfang des Mitteldarmes ausbuchten und deren Zellen zum großen Teil mit Gebilden vollgepfropft sind, die er noch für Flagellaten hielt. Da er nie einen Käfer fand, der frei von diesen Eindringlingen gewesen wäre, drängt sich bereits ihm der Gedanke auf, daß es sich hier vielleicht doch nicht um Parasiten handle, sondern ein geregeltes Vorkommen vorliege, das durch einen unbekannten Vorteil zu erklären sei, den die Wirtstiere bei ihrer Verdauung von den Symbionten hätten. Diese Vermutung nahm dann 1900 Escherich auf, der mit Entschiedenheit erklärte, daß von Parasiten nicht die Rede sein könne und daß zweifellos ein merkwürdiger Fall von Symbiose vorliege, eine Erscheinung, die damals, als man die beträchtliche Verbreitung derartiger Vorkommnisse noch nicht kannte, ganz vereinzelt dastand. Escherichs Untersuchung stellt insofern vor allem einen Forschritt dar, als er die Symbionten als Hefepilze erkannte und daß es ihm gelang, sie auch auf künstlichem Nähr-

boden zu züchten. Außer diesen beiden Autoren hat sich niemand mit der Frage beschäftigt. Biedermann würdigt in seiner Physiologie des Stoffwechsels ihre Beobachtungen eingehend und hält die Annahme Escherichs für sehr wahrscheinlich; in Calwers' Käferbuch (6. Auflage von C. Schaufuß verfaßt) findet man, ohne nähere Begründung, die Bemerkung, daß es zweifelhaft sei, ob man hier von einer Symbiose reden kann.

Seit einer Reihe von Jahren habe ich selbst Beobachtungen über die Anobiensymbiose gesammelt, auch bereits gelegentlich einiges davon mitgeteilt (1912, 1913, 1920) und demnächst werden sie im Zusammenhang als dritte Fortsetzung meiner Symbiontenstudien erscheinen. Es galt eine Reihe von Lücken auszufüllen, die die bisherigen Untersucher gelassen hatten, so die Frage nach der Übertragungsweise auf die Nachkommen, und nach der Übermittlung der Symbionten aus dem larvalen Darmepithel in das imaginale, das ja während der Puppenruhe aus frischen, embryonalen Zellen aufgebaut wird. Auch war die Symbiose zunächst nur von dem Anobium (Sitodrepa) paniceum bekannt, und man wußte nichts über die weitere Verbreitung.

Die Anobienlarve besitzt einen schon von Karawaiew genauer geschilderten, infolge seiner relativen Länge zu Windungen gezwungenen Darmkanal, der in der gewohnten Weise in Vorder-, Mittel- und Enddarm zerfällt. Der Vorderdarm schwillt nach hinten zu allmählich flaschenartig an und weist in seinem feineren Bau bei den einzelnen Vertretern der Anobiinen insofern Verschiedenheiten auf, als die Chitinzähne, die sein Lumen ausgleichen und die Muskulatur seiner Wandung bald schwächer, bald stärker entwickelt sind. Die bis jetzt vornehmlich studierte Sitodrepa panicea besitzt bei weitem den am mangelhaftesten entfalteten Kaumagen, der wohl fast nur ein Durchkneten der von den Mandibeln zerkleinerten, zumeist nicht allzuharten Nahrung ermöglicht, bei den Verwandten aber, die in dürren Hölzern, in Balken und Möbeln minieren, beteiligt sich dieser Abschnitt sichtlich noch in erheblichem Maße an der Zerkleinerung der von den Mandibeln abgenagten Holzpartikelchen und hierzu stehen ihm kräftige Chitinzähne und eine mächtige Ringmuskulatur zur Verfügung.

Allemal gelangt ein wohlzerkleinerter und durchgekauter Speisebrei nun in den Mitteldarm, der gleich bei seinem Beginn eine ganz merkwürdige Entfaltung zeigt. Er stülpt hier allseitig gedrungene Blindsäcke vor, die selbst wieder durch Einschnürungen

in Unterabteilungen zerfallen, so daß dieser Abschnitt einen traubigen Charakter bekommt (Fig. 45). Nach hinten geht er unvermittelt in den übrigen Teil des Mitteldarmes über, dessen Bau nichts Besonderes bietet. Diese Buckel des Darmes stellen den Sitz der Symbionten dar. Auf Schnitten und im Totalpräparat fallen sofort zwei ganz verschiedene Zellsorten in ihnen auf, typische

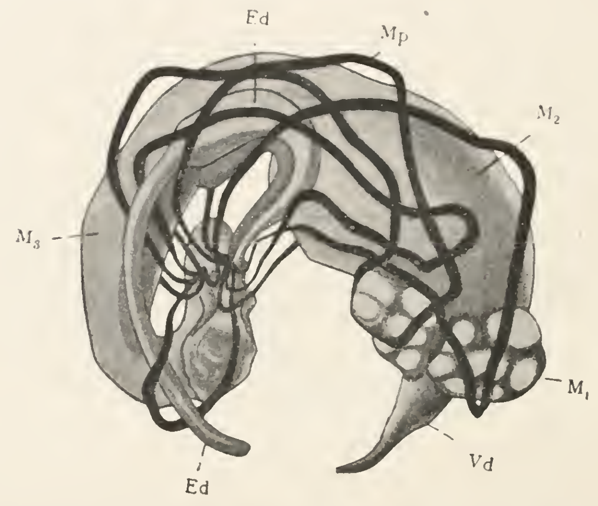


Fig. 45. Darmkanal von Sitodrepa panicea. *Vd* Vorderdarm, M_1 von den Symbionten bewohnter Abschnitt des Mitteldarmes (M_2, M_3), *Ed* Enddarm, *Mp* Malpighische Gefäße. Nach Karawaiew.

Epithelzellen, wie sie der übrige Mitteldarm besitzt und dazwischen eingesprengte große, stark angeschwollene Zellen, die in sich in Menge die Pilze beherbergen (Fig. 46).

Während die Kerne der pilzfreien Zellen denen der übrigen Mitteldarmzellen gleichen und rundliche oder ovale Gestalt besitzen, sind die der verpilzten Zellen unregelmäßig vieleckig geworden, indem sich an ihrer ganzen Oberfläche zum Teil recht tiefe Nischen in sie einsenken, die von den Hefepilzen eingenommen werden. Solche Kernformen werden uns in der Folge bei den Mycetocyten anderer Insekten noch des öfteren begegnen, sie sind z. B. für Schildläuse, Zikaden und Zikadelliden typisch. Ob sie nur durch unmittelbare mechanische Einwirkung der sich drängenden Pilze entstehen oder ob daneben eine gesteigerte Tätigkeit solcher Kerne in ähnlicher Weise eine Rolle spielt, wie bei vielen Drüsen- und Nährzellkernen,

muß dahingestellt bleiben; für das letztere spricht vielleicht, daß es viele Mycetocyten gibt, die mit Symbionten dicht vollgepfroft sind und doch schöne runde Kerne besitzen. Ein weiterer Unterschied bezieht sich auf die dem Lumen zugewandte Oberfläche, die bei den gewöhnlichen Epithelzellen die typischen, hier sehr stark entwickelten Bürstenbesätze trägt, bei den Mycetocyten aber nackt bleibt, eine Erscheinung, die den bisherigen Untersuchern merkwürdigerweise entgangen ist. Auch sonst gleichen hinsichtlich der funktionellen Strukturen im Plasma die ersteren ganz den übrigen Mitteldarmzellen, während die letzteren alle dort vorhandenen Merkmale der Resorption und Sekretion vermissen lassen, und statt dessen dicht mit den sich drängenden Hefen erfüllt sind, die das Plasma so sehr verdrängen, daß es nur noch als dünne trennende Wände zwischen den in Vakuolen liegenden Pilzen zu erkennen ist. Ihre Größenentfaltung ist nicht bei allen Arten, die ich untersuchte, die gleiche, wenn sie auch gegenüber den pilzfreien, oft nur gleich stützenden schlanken



Fig. 46. Ausschnitt aus dem infizierten Abschnitt des Mitteldarmes einer Sitodrepa-Larve. Original.

Säulen zwischen ihnen stehenden Zellen meist mehr angeschwollen, mit vorgewölbter seitlicher Begrenzung erscheinen. So gehören Sitodrepa panicea und Ernobius abietis zu Formen mit relativ mäßiger Entfaltung, während eine nicht näher bestimmte Larve aus einem alten Stuhl ganz riesenhafte Mycetocyten besaß, neben denen die spärlichen, zusammengepreßten pilzfreien Epithelzellen ganz zurücktraten.

Fig. 47. Ausschnitt aus dem infizierten Abschnitt des Mitteldarmes einer Imago von Sitodrepa. Original.

In den Imagines findet man bei beiden Geschlechtern ganz die gleichen Aussackungen an den entsprechenden Stellen des Darmes, aber das Epithel ist unter Umständen etwas anders geartet. Bei Sitodrepa sind seine Zellen nun nicht mehr gleich hoch sondern es wechseln Gruppen höherer und niederer Zellen ab; sie sind jetzt fast alle schlank und keulenförmig geworden, auch die Mycetocyten, die in der Larve breiter wie hoch waren. Sträußen gleich ragen nun ihre Gruppen in das Lumen der Blindsäcke, die eingesprengten, pilzfreien Zellen sind noch mehr in den Hintergrund gerückt, als bei der Larve. Bürstenbesätze lassen nun beide Zellsorten, entsprechend auch die das übrige Mitteldarmepithel aufbauenden Zellen vermissen (Fig. 47). So weitgehende Unterschiede zwischen Larve und Imago fehlen dagegen den anderen von mir geprüften Formen.

Man kann also zusammenfassend sagen, daß der Reichtum an Hefepilzen und die Einzelheiten im Aufbau des von ihnen bewohnten Darmabschnittes bei den verschiedenen Arten und Gattungen wechseln können, daß auch zwischen dem Bau der Blindsäcke in Larve und Imago ein und derselben Spezies Unterschiede bestehen

können, daß aber offenbar bei allen Vertretern der ganzen Gruppe die gleiche Symbiose vorkommt (ich habe bis jetzt fünf verschiedene, wenn auch zum Teil unbestimmt gebliebene Arten untersucht). Escherich meint, daß entsprechend der Intensität der Nahrungsaufnahme bei Sitodrepa in der Larve sich mehr Pilze fänden, als in der Imago; ich kann aber wesentliche Differenzen kaum feststellen; zudem ist es nicht leicht, die Masse vergleichend abzuschätzen. Jedenfalls aber gilt die Regel, daß pilzreiche Arten in der Larve und im fertigen Insekt viele Pilze führen, pilzärmere in beiden entsprechend weniger.

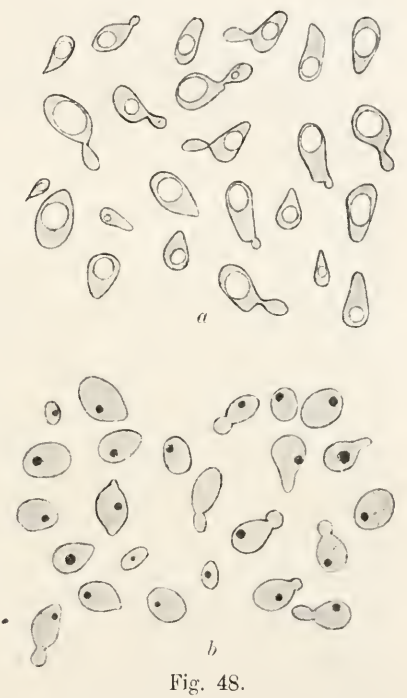


Fig. 48.
a) Hefezellen aus Sitodrepa panicea. *b*) aus Ernobius abietis. Original.

Die Symbionten stellen typische Hefepilze dar. Zerzupft man die Zellen im Leben, so kann man sie am schönsten zur Darstellung bringen. Man erkennt dann, daß sie bei Sitodrepa vornehmlich tropfenförmig, manchmal mehr birnförmig oder oval sind, und daß ein wesentliches Charakteristikum eine einzige, mächtige Vakuole ist, die manchmal den größten Teil des Pilzkörpers erfüllt. Ständig trifft man einen Teil derselben in Knospung. Die Knospe sitzt aber nicht terminal, sondern ist etwas nach der Seite gerückt (Fig. 48*a*). Vergleicht man die Hefen einzelner Arten, so ergibt sich, daß sie sich jeweils in konstanter Weise unterscheiden. Man vergleiche z. B. die Symbionten von Ernobius abietis (Fig. 48*b*), die breiter, oft ganz eiförmig, manchmal auch zitronenförmig sind und deren Knospen genau terminal abgeschnürt werden. Die auffallenden Vakuolen fehlen hier, wenn auch hier und da einmal eine zu Gesicht kommt, dafür sind ziemlich große, lichtbrechende Einschlüsse in der Einzahl vorhanden, die dort eine nur geringe Rolle spielen; bei wieder anderen Arten sind die Pilze mehr zigarrenförmig, lang und schmal oder besonders klein.

Escherich ist es gelungen, die Pilze auch außerhalb des Wirtes zu kultivieren. In 1 % Traubenzuckerlösung und auf Traubenzuckeragar vermehrten sich die Hefen weiter durch Sprossung, nach achttägiger reger Vermehrung traten kettenförmige Verbände auf, in denen nun die Vakuolen geschwunden waren, dafür aber die lichtbrechenden Substanzen sich beträchtlich angereichert hatten.

Wie schon eingangs betont worden war, ergibt sich angesichts des Aufenthaltes der Symbionten während der Vorgänge der Metamorphose eine Schwierigkeit, die bei keinem anderen Insekt besteht, da, wie wir sehen werden, bis jetzt außer den Anobien keine Formen bekannt geworden sind, die die Symbionten in dem Darmepithel beherbergen. Bei den Anobien geht die Metamorphose recht unauffällig vor sich. In der Region der Darmblindsäcke, die uns hier besonders interessiert, bereitet sich der Ersatz des Larvenepithels schon in alten Larven vor, indem sich hier zuerst die hinter demselben gelegenen vereinzelten imaginalen Kryptenzellen vermehren und allmählich eine zusammenhängende, zweite Schicht bilden. Gleichzeitig schrumpfen die pilzerfüllten Ausbuchtungen beträchtlich zusammen und der größte Teil der Hefezellen tritt in das Darmlumen über, um es durch den After zu verlassen. Zwischen ihnen findet man hier nun auch Plasmafetzen mit degenerierten Kernen schwimmen, vermutlich in erster Linie Reste solcher ihrer Einmieter verlustig gegangener und dann ausgestoßener Epithelzellen. Einen vereinzelten Übertritt von Hefezellen in das Darmlumen und damit mitten in den Speisebrei kann man übrigens unschwer auch schon während des vorangegangenen Larvenlebens beobachten. Ein bei weitem geringerer Teil der Symbionten wird dazu verwendet, die embryonalen Imaginalzellen zu infizieren und damit die Kontinuität der Symbiose von der Larve bis zur Imago zu garantieren. Zu einer Zeit, in der die Vermehrung der Kryptenzellen im übrigen Mitteldarm erst einsetzt, tritt — noch in der Larve — eine Anzahl Hefezellen durch die Basalmembran hindurch in die jugendlichen, viel dichteres Plasma besitzenden Imaginalzellen über. Nun kann in der jungen Puppe das alte Epithel völlig abgestoßen werden; die imaginalen Zellen bilden wieder regelrechte Säcke aus, die anfänglich hinter dem zusammengezogenen Larvendarm als solide Buckel angelegt waren, und diese bestehen zunächst aus einem Epithel, das noch dem der jungen Larven gleicht, allmählich aber wieder reicher an Mycetocyten wird. Diese übertreffen aber nun nicht mehr so sehr

ihre pilzfreien Nachbarn an Größe wie in der Larve. Die vordem geschilderte Entfaltung des Epithels der Imago kommt erst in dieser zum Vorschein. Ob die beträchtliche Vermehrung der Mycetocyten, die nach der Neuinfektion einsetzen muß, lediglich durch Teilung schon vorhandener Mycetocyten vor sich geht, oder auch eine Neuinfektion von Nachbarzellen dazu beiträgt, kann ich nicht sagen. Der Umstand, daß man nur immer gleichmäßig erfüllte Mycetocyten antrifft, spricht gegen die letztere Möglichkeit; Mitosen von Mycetocyten habe ich bei diesen Objekten nie zu Gesicht bekommen.

Die Frage, wie die Hefepilze der Anobien von einer Generation auf die andere übertragen werden, wird in den Arbeiten von Karawaiew und Escherich nicht beantwortet. Letzterer meint nur, daß wahrscheinlich bereits die Eier infiziert werden und Biedermann schließt sich dieser Vermutung an. Nachdem man inzwischen von so vielen Insekten noch die Infektion der Eier durch die Symbionten kennen gelernt hat, mußte dies, als ich der Frage näher trat, erst recht als das Nächstliegende angesehen werden. Um so mehr war ich erstaunt, als ich bei der genauen Untersuchung der Eier fand, daß diese auch im völlig legereifen Zustand pilzfrei bleiben. Wir können vorausgreifend schon hier sagen, daß tatsächlich die Anobien die einzigen bis heute bekannten Insekten sind, bei denen die Übertragung intrazellularer Symbionten nicht durch die Eier bewerkstelligt wird.[1] Damit bleibt nur die Möglichkeit einer jeweiligen Neuinfektion der Larven durch den Mund, und tatsächlich wird dieser Weg eingeschlagen. Von besonderem Interesse aber ist es, zu sehen, daß trotz dieser auf den ersten Blick recht unsicheren Übertragungsweise durch eine Reihe zweckmäßiger Einrichtungen und Instinkte erreicht wird, daß sie äußerst genau arbeitet und offenbar nie versagt.

Untersucht man die eben abgelegten Eier — ich bediente mich hierzu ausschließlich der Sitodrepa panicea, die allein die nötigen Eigelege reichlich zu liefern vermag — so findet man zwischen den kegelförmigen, die ganze Oberfläche der Eischale dicht bedeckenden Höckern überall zerstreut Hefezellen haften, die zweifellos mit den im Muttertier lebenden identisch sind (Fig. 49). Sie haben

---

1) Ich sehe dabei davon ab, daß in den viviparen Aphidengenerationen in abgeleiteter Weise nicht die Eier, sondern erst junge Embryonen infiziert werden.

die typische Tränengestalt und die große Vakuole, sind aber ziemlich selten in Knospung begriffen. Über die Art, wie sie dahin gelangen und warum man nie ein nicht mit Pilzen be-

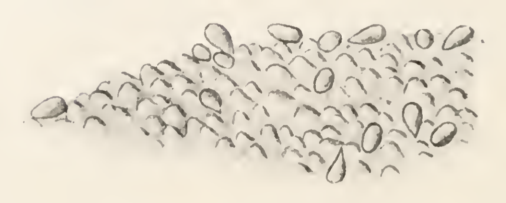


Fig. 49. Stück der Oberfläche eines abgelegten Eies von Sitodrepa mit daran haftenden Symbionten. Original.

sudeltes Ei antrifft, gibt der Bau des Geschlechtsapparates Aufschluß. Bereits der alte, klassische Untersucher der weiblichen Geschlechtsapparate der Käfer, Stein (1847), gibt eine sorgfältige, allerdings auf Anobium pertinax sich beziehende Abbildung desselben (Fig. 50). Das Hinterende des Abdomens, das an seiner Spitze übereinandergelagert die Mündung des Enddarmes und der Vagina trägt, ist wie bei anderen Käfern tief in das Innere zurückgezogen, was dadurch ermöglicht wird, daß die Verbindungshaut zwischen den eingezogenen und den scheinbar letzten Segmenten bzw. Segmentteilen außerordentlich entwickelt ist und nach rückwärts einschlagend, ein röhrchenförmiges Futteral bildet.



Fig. 50. Weiblicher Geschlechtsapparat von Anobium pertinax. Die pilzerfüllten Säcke sind dunkler gehalten. Nach Stein.

Die Scheide entsteht durch Vereinigung der beiden Eileiter und nimmt hierauf noch die unpaare Begattungstasche auf, in die neben einer Anhangsdrüse das Rezeptakulum seminis einmündet. Dazu kommen nach Stein noch zwei akzessorische Drüsen, paarige, „gefäßartige“, die nach seiner Abbildung in der Gegend der Umschlagstelle des eingezogenen Teiles einmünden und eine größere, unpaare, langeiförmige, die er in der Nähe der Hinterleibsspitze enden läßt. Letztere kann ich bei Sitodrepa nicht auffinden, wohl

aber die paarigen „akzessorischen Drüsen“. Tatsächlich stellen sie jedoch keine Anhangsdrüsen der Vagina dar, sondern es handelt sich um lange, wurmförmige Schläuche, die in der Imago mit den Symbionten prall gefüllt sind. Ihre Wandung besteht keineswegs aus Drüsenzellen, sondern wird von einem dünnen, abgeplatteten Epithel geliefert, das ein feines Chitinhäutchen absondert (Fig. 51). Auch münden sie überhaupt nicht in die Vagina, sondern öffnen sich in den Winkel, in dem das eingezogene Hinterleibsende in die nach vorne ziehende Verbindungshaut übergeht, also tatsächlich auf die Oberfläche des Körpers. Sie stellen zweifellos Reservoire dar, von denen die Hefen geliefert werden, die bei der Eiablage auf die Eischale gelangen und repräsentieren somit eine ganz eigentümliche, sonst nirgends vorkommende, im Zusammenhang mit der Symbiose stehende Neubildung. Stein selbst gibt an, daß er ähnliche Drüsen bei verwandten Formen nicht konstatieren konnte (er untersuchte Ptinus fur und Dorcatoma flavicornis).



Fig. 51. Stück eines am Abdomen mündenden pilzgefüllten Sackes im Schnitt (Sitodrepa panicea). Original.

Auf welchem Wege gelangen nun die Pilze von den entlegenen Darmblindsäcken in diese Einstülpungen hinein? Eine Wanderung durch das Fettgewebe und eine rückwärtige Durchbohrung ist ausgeschlossen, es bleibt nur ein Übertreten in das Darmlumen und ein Austreten durch den Darm auf die Oberfläche des Tieres und von hier in die Schläuche hinein. Tatsächlich findet man nicht nur, wie schon erwähnt, im Darmlumen der Larven freie Hefen, sondern auch in dem von älteren Puppen, die wieder reichlich Mycetocyten gebildet haben. Diese müssen das Material hierzu darstellen, denn in den Puppen wird ja bereits die Entwicklung des Geschlechtsapparates vollendet und werden auch schon die Schläuche gefüllt. Die Einzelheiten dieses Vorgangs habe ich aber bisher nicht untersuchen können. Zum Teil wird auch die an Ort und Stelle zu

beobachtende Vermehrungstätigkeit der Hefezellen zur Füllung beitragen. Auch nähere biologische Beobachtungen über die Eiablage wären wünschenswert, um zu sehen, wie der Inhalt an die Eier gebracht wird. Man wird sich vorstellen müssen, daß vor allem bei dem Vortreten des röhrenförmigen Hinterleibsendes seine mit feinen Haaren besetzte Oberfläche mit Pilzen verunreinigt wird und diese dann auf das abgelegte Ei übertragen werden. Tatsächlich konnte ich auf Schnitten schon im eingestülpten Zustand diese Teile mit Pilzen behaftet sehen. Unterstützt mag die Besudelung noch dadurch werden, daß auch in den geschlechtsreifen Tieren ständig Hefen das Darmepithel verlassen und z. T. sicher auch auf die Oberfläche der Genitalregion gelangen. Die mit der Eiablage zusammenhängenden Kontraktionen des Abdomens und der Druck der vorbeigleitenden Eier werden auch noch eine den teilweisen Austritt der Pilze befördernde Wirkung haben.

Die Einrichtungen zur Versorgung der Eischale mit den Symbionten, wie wir sie bei Sitodrepa verwirklicht sehen, werden jedoch bei anderen Anobiinen noch an Zweckmäßigkeit übertroffen. Bei der schon erwähnten Form, die ich aus einem alten Stuhl zog, und die ungleich mehr Pilze im Darmepithel führt, liegen außer den beschriebenen beiden Schläuchen auch in dem verengten, eingezogenen Teil des Abdomens zwei weitere, fast den ganzen Abschnitt durchziehende von ganz ähnlicher Beschaffenheit, die ebenfalls prall mit Symbionten gefüllt sind Ihr Epithel ist noch flacher, ihre Chitinauskleidung stärker. Sie münden dicht bei der weiblichen Geschlechtsöffnung an der Innenseite der Basis der diese flankierenden Genitalpalpen. Damit ist aber eine noch sicherer funktionierende Einrichtung getroffen, denn beim Durchtritt der Eier durch dieses enge Rohr muß ein Teil der Pilze ausgedrückt werden und diese müssen sich unmittelbar auf die Oberfläche der Eier ergießen. Auf Schnitten durch die Mündungsstelle ist auch zu erkennen, daß hier die Hefen durch eine kittartige Masse verbacken sind, die am lebendigen Objekt sicher dazu dient, die Pilze auf der Eischale gut haften zu lassen.

Der unpaare Schlauch, den Stein bei Anobium pertinax offenbar an der gleichen Stelle münden läßt, stellt wohl sicher eine ähnliche Einrichtung dar, und es verspricht noch manche interessante Einzelheit, diese sichtlich ziemlich verschieden verwirklichten Beschmiereinrichtungen bei einer Reihe von Objekten vergleichend zu untersuchen und durch biologische Beobachtungen zu ergänzen.

Es bleibt nun festzustellen, wie die Hefen von der Eischale wieder in den larvalen Mitteldarm gelangen. Die Larven von Sitodrepa beim Verlassen der Eischale zu studieren, fällt nicht schwer. Man sieht dann, wie sie zunächst mit einem Stück ihres Kopfes zum Vorschein kommen und die Ränder der Öffnung allmählich immer weiter abfressen, bis etwa die halbe Eischale verzehrt ist (Fig. 52). Hierauf verlassen sie den Rest und suchen andere Nahrung auf. Daß sie sich jetzt aber damit bereits infiziert



Fig. 52. Die ausschlüpfenden Larven von Sitodrepa fressen einen Teil der Eischale und damit die anhaftenden Hefepilze. Original.

haben, lehren Schnitte durch solche noch in der Eischale sitzende oder eben sie verlassende Larven. Man kann bei sorgfältigem Suchen in ihrem Darmkanal nicht nur die zermalmten Schalenreste finden, sondern dazwischen auch hier und da einmal eine Hefezelle. Der Anfangsteil des Mitteldarmes zeigt zu dieser Zeit noch keinerlei Besonderheit. Die Ausbuchtungen werden nicht etwa bereits vorausschauend angelegt, sondern das jetzt noch recht niedere Epithel zeigt hinter der Einmündung des Ösophagus ganz den gleichen Charakter wie im übrigen Mitteldarm. Die Larven, bei denen ich

mit Sicherheit Hefezellen bereits intrazellular feststellen konnte. waren etwa vor 24 Stunden geschlüpft. Dabei werden interessanterweise stets nur Zellen infiziert, die an der Stelle der künftigen Ausstülpungen liegen, nie aber etwas mehr rückwärts liegende (Fig. 53), und diese besitzen zunächst noch ihre Bürstenbesätze. Die Hefezellen liegen anfangs nur vereinzelt in Vakuolen und der eingangs geschilderte Zustand, die scharfen Gegensätze zwischen Mycetocyten und pilzfreien Zellen und die Blindsäcke bilden sich erst allmählich heraus. Diese allein dadurch erklären zu wollen, daß die Mycetocyten so sehr heranwachsen und insbesondere auch ihre Basalfläche vergrößern (Karawaiew), geht wohl nicht an, zu diesem untergeordneten Moment muß vor allem eine besonders rege Vermehrung der Zellen in dieser Zone hinzukommen.

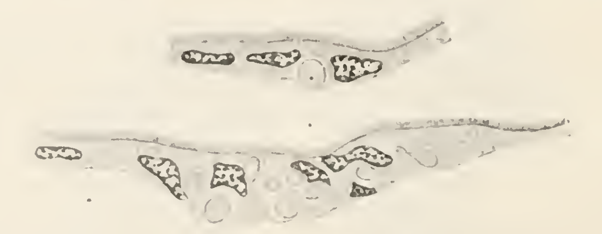


Fig. 53. In das Epithel des Mitteldarmes frisch eingedrungene Symbionten (Sitodrepa). Original.

Zweifellos finden sich in den von den Anobien durchwühlten Speisen auch zahlreiche frei gewordene Hefezellen vor und werden solche hier und da mit der Nahrung wieder aufgenommen. Wir dürfen vermuten, daß solche Pilze dann auch noch in der Lage sind, in die Epithelzellen einzudringen und bei einer zufällig einmal mangelhaft funktionierenden Beschmierung der Eier noch eine Infektion der Larve herbeizuführen.

Damit ist der Zyklus der Anobiensymbiose geschlossen. Ihre Sonderstellung im Kreise der intrazellularen Insektensymbiosen werden wir erst beurteilen können, wenn wir sie alle behandelt haben. Wir kennen bis jetzt — wenn wir von den nicht restlos geklärten Verhältnissen bei Camponotus absehen — keinen gesicherten zweiten Fall, in dem die Symbionten im Mitteldarmepithel, also im Bereich des Entoderms, sitzen und ebenso ist die Übertragungsweise durch den Mund sonst nirgends verwirklicht. Wir werden nicht fehl gehen, wenn wir einen engen Zusammenhang beider Faktoren annehmen, worauf wir im allgemeinen Teil dieses Abschnittes nochmals werden

zu sprechen kommen. Andererseits haben wir gesehen, daß eine Neuinfektion durch den Mund bei den Algensymbiosen der Cölenteraten und Würmer die Regel ist und hier umgekehrt die Eiinfektion in den Hintergrund rückt. Die Übertragung derartig garantierende Einrichtungen aber werden nur in einem einzigen Fall in annähernd ähnlicher Weise getroffen, wenn bei Convoluta die die algenfreien Eier enthaltenden Kokons äußerlich und innerlich mit den Chlamydomonaden behaftet sind und von ihnen das ein oder andere Exemplar alsbald in das junge Würmchen gerät. Dabei ist allerdings zu bemerken, daß die besudelten Algen nicht von denen des Muttertieres stammen, sondern durch chemotaktische Reize angelockt werden.

Daß ein Organismus, der mit solcher Gesetzmäßigkeit an einer engumschriebenen Stelle im Körper des Insekts lebt und für den nicht nur ein Teil des Darmkanals spezifisch entwickelt wird, sondern auch eigene drüsenähnliche Neubildungen zwecks Übertragung ausgebildet werden, dem Wirte nicht gleichgültig ist, sondern irgendwelche Vorteile bringt, darüber kann wohl kein Zweifel herrschen. Vielleicht wird es zudem noch gerade an diesem Objekt möglich sein, die Bedeutung der Symbionten experimentell zu erhärten, ohne zu gefährlichen und schwierigen Exstirpationen schreiten zu müssen. Ich denke an die Aussichten, die abgelegten Eier durch Waschungen mit geeigneten Mitteln keimfrei zu machen und die Lebensfähigkeit der in pilzfreier Nahrung ausschlüpfenden Larven mit der in ebensolcher befindlicher, aber infizierter Larven zu vergleichen. Meine darauf zielenden Versuche befinden sich noch in den Anfangsstadien, aber ich glaube, daß es sehr wohl möglich sein wird, daß man zu ähnlichen Resultaten kommt, wie sie an jenen Convoluten gewonnen wurden, die man, bevor sie sich infizieren konnten, aus ihrem Kokon befreite und die in symbiontenfreiem Seewasser dahinsiechten, durch rechtzeitige Algenfütterung aber am Rande des Todes noch gerettet werden konnten.

Während wir uns unter den intrazellularen Symbiosen, wie gesagt, vergebens nach Einrichtungen umschauen, die mit denen der Anobien Beziehungen aufweisen, bestehen in mehrfacher Hinsicht solche mit einer Fliege, der Olivenfliege (Dacus oleae), die regelmäßig frei im Darmlumen an bestimmter Stelle lokalisierte Bakterien führt. Wir müssen diesen, vor allem auch für unsere historischen Vorstellungen sehr wertvollen Fall, obwohl er nicht zu den intra-

zellularen Symbiosen zählt, eingehender würdigen und tun dies wegen seiner vielen Berührungspunkte mit den Anobien am besten an dieser Stelle, wenn es sich auch nicht um eine holzfressende Form handelt. Die wertvollen darauf gerichteten Untersuchungen stammen — an entlegener Stelle veröffentlicht — von Petri (1909). Ganz an dem gleichen Ort wie bei den Anobien zeigt der Mitteldarm der Larven dieser Fliege, die in dem Fruchtfleisch der Oliven minieren, vier mächtige Auftreibungen, welche mit unbeweglichen Bakterien prall gefüllt sind. Das von denselben völlig freibleibende Epithel des Darmes besteht hier aus großen, abgeplatteten Zellen, die offenbar nur noch eine Hülle zu bilden haben, ohne an den eigentlichen Funktionen des Mitteldarmes teilzunehmen.[1] Während die Häutungen die Symbionten unberührt lassen, bringt die Verpuppung tiefgreifende Veränderungen mit sich. Schon kurz vorher, wenn die Nahrungsaufnahme eingestellt wird, und die Larve allmählich unbeweglich wird, verlassen wie bei den Anobien die Bakterien in Massen die Darmaussackungen und treten durch den übrigen Mittel- und Enddarm nach außen; die wenigen aber, die innen bleiben, auch wenn an dem ursprünglichen Sitz gar keine mehr zu finden, treten durch den sich verengenden und trichterartig in den Mitteldarm hereinhängenden Abschnitt des Vorderdarmes in den Ösophagus über. Damit gelangen sie in eine Region, wo die histolytischen Prozesse viel weniger tiefgreifende und gefahrbringende sind als im Mitteldarm. Hier wird nun im Laufe der Puppenruhe an der Dorsalseite des Pharynx eine unpaare drüsenartige stattliche Aussackung gebildet und in dieser finden die Bakterien Platz, um sie bei der Imago ebenso dicht zu füllen wie vorher jene Mitteldarmabschnitte. Die Abneigung der Symbionten, in die Zellen des Darmepithels bzw. der Imaginalscheiben einzudringen, zwingt also hier, im Gegensatz zu den Anobien, dieselben, eine völlig andere Region aufzusuchen, aber auch dabei lernen wir, wie die Natur über Mittel verfügt, die Gefahren, die die Metamorphose mit sich bringt, zu überwinden.

Vor allem aber erinnern auch die Übertragungseinrichtungen außerordentlich an die bei den Anobien gefundenen. Vulva und Enddarm vereinigen sich noch eine kurze Strecke weit zu einem gemeinsamen Gang. Kurz vorher aber münden dorsal und seitlich

1) Andere Dipterenlarven, so die von Rhagoletis cerasi Linn., der Kirschenfliege, sollen ganz ähnliche, aber stets leere Säcke besitzen.

in den Enddarm eine ganze Anzahl fingerförmiger, zwei paarige Gruppen bildender Schläuche ein, die dicht mit den Bakterien gefüllt sind, welche auf solche zurückzuführen sind, die bald nach dem Schlüpfen der Imago häufig den Darm passieren, ohne verdaut zu werden. Ganz wie wir es bei den Käfern fanden, wird das Ei bei der Ablage mit den Bakterien beschmiert. Das Weibchen bohrt hier einen schräg verlaufenden Kanal in das Gewebe der Olive; die auf das Ei gelangenden Symbionten vermehren sich aber nun insbesondere in den geräumigen Luftkammern des komplizierten Mikropylenapparates so lebhaft, daß sie diese alsbald ganz ausfüllen; während des ganzen Ablaufes der Embryonalentwicklung bleiben hier die Bakterien am Ei versammelt, ohne das anstoßende Pflanzengewebe zu infizieren. Die Infektion des Embryos aber geht wieder auf andere Weise vor sich als bei Sitodrepa. Larven, die eben erst Stomodäum und Proktodäum angelegt haben, zeigen noch nirgends eine Spur von den Symbionten. Nach einiger Zeit aber, wenn die Mikropylenkanäle eben völlig von den Stäbchen durchsetzt sind, kann man sie auch im Mitteldarm der zum Schlüpfen allmählich reifen Lärvchen finden. Ob dabei die Bakterien die noch vorhandene Dotterhaut selbständig durchbohren oder vielleicht von den Chitinteilen der Larve verursachte kleinste Risse benutzen, bleibt offen; jedenfalls gelangen sie hier nicht erst durch Auffressen der Eischale in diese hinein. Wie bei den Anobien infizieren nur wenige Symbionten, die sich aber alsbald rasch, hier auf Kosten der das Darmlumen noch füllenden Dotterreste, vermehren; wie dort werden nun auch erst allmählich die künftigen Divertikel von dem übrigen Mitteldarm gesondert.

Merkwürdigerweise sind es sehr oft zwei Bakterien, die in den Divertikeln der Ölfliege leben, das eigentlich symbiontische Bacterium Savastoni und ein dieses begleitendes harmloses Ascobacterium luteum. Während die in den Oliven minierenden Larven hier keine Gallen erzeugen (von gelegentlichen, unbedeutenden Schwellungen abgesehen, Paoli 1908), finden sich an den Zweigen des Ölbaumes unregelmäßige Tuberkeln, die wahrscheinlich von den Symbionten der Fliege erzeugt werden (s. auch Tubeuf 1911). In ihnen leben nämlich ebenfalls die beiden Bakterien und durch Überimpfung der Symbionten lassen sich die Tuberkeln künstlich hervorrufen. Sie dürften also durch der Fliege anhaftende Bakterien, ohne daß dieser daraus ein Vorteil erwüchse, besonders an Stellen, die verletzt sind, verursacht werden.

Was den Wert der Symbiose anlangt, so lehnt Petri eine günstige Beeinflussung des Darminhaltes durch das Bacterium Savastoni unter anderem deshalb ab, weil die Verlängerung des Vorderdarmes sich so weit in den Mitteldarm einsenkt, daß die Divertikel ganz dadurch abgeschlossen würden, ein Argument, das uns allerdings nicht allzu beweiskräftig dünkt, da wohl trotzdem immer noch für ein übertretendes Enzym genug Platz wäre. Das gleiche gilt für die Pharyngealdrüse der Imago. Petri nimmt vielmehr an, daß die Bakterien den Wirt vor der Invasion schädlicher Organismen schützen würden, die besonders dazu neigten, in derartigen Aussackungen Fuß zu fassen,[1] was ihnen hier durch die Füllung unmöglich gemacht wird, eine Hypothese, die mir allerdings wenig befriedigend dünkt.

Vergleicht man die Verhältnisse der Olivenfliege mit denen der Anobien, so kommt man zu dem Schluß, daß die letzteren alles in allem mehr Berührungspunkte mit jenen besitzen als mit Insekten mit typischen, intrazellularen Symbionten, und daß wir wohl sicher im Recht sind, wenn wir auch bei ihnen dacusartige Zustände vorausgegangen denken. Doch kehren wir nun zu den Anobien selbst zurück.

In welcher Richtung sollen wir die spezifischen physiologischen Leistungen der Anobienhefen suchen? Daß es sich dabei um eine für den Wirt günstige Beeinflussung des Speisebreies handelt, geht schon aus den topographischen Verhältnissen hervor. Bevor die Nahrung in den eigentlichen verdauenden Teil des Mitteldarmes gelangt, passiert sie die Region der Blindsäcke und füllt auch diese selbst aus. In dem unmittelbar vorangehenden Kaumagen wird die Nahrung erst noch gründlich durchgeknetet und kann hier schon mit Stoffen, die eventuell in den Ausstülpungen geliefert werden, reichlich durchmengt werden. Die Nahrung selbst besteht bei allen Anobiinen, mit Ausnahme von Sitodrepa, in Holzsubstanz; die Hedobien- und Xestobiumlarven leben in abgestorbenem Laubholz, in Buchen, Haseln, Apfel- und Lindenbäumen usw., Ernobiuslarven vor allem in der Spindel und der Schuppenbasis von Koniferenzapfen, Ernobius mollis schädigt Balken und Hausgeräte, die Anobien hausen mit Vorliebe in ganz altem Holz von Möbeln und Balken, die bekannte Totenuhr ist ja auch eine Anobienart (An. pertinax). Nur Sitodrepa panicea hat sich von der ursprünglichen

1) Janet (1893) findet in den Pharyngealdrüsen von Formica rufa und Lasius flavus gewöhnlich parasitische Nematoden.

Lebensweise abgewandt und ist in die menschlichen Vorratskammern eingedrungen, wo sie vor allem Kleie bevorzugt, aber auch an alles andere Erdenkliche geht. In Calwers Käferbuch kann man lesen, daß sie sich an Biskuits, Pfefferkuchen, Schokolade, Nudeln, Ölkuchen, Kopra, Rizinuskerne macht, aber auch Farbwurzeln, Alkanna und Krapp, scharfe Gewürze, wie Ingwer, Drogen aller Art, Papiermaché und anderes verzehrt. Meine Tiere lebten teils in Kleie, teils von getrockneten Kamillenblüten, teils in mit Schokolade versetzten Hämoglobintabletten aus einer Apotheke.

Bei der Beurteilung der Bedeutung der Anobiensymbiose wird man am besten von der Lebensweise der Sitodrepa absehen und sich an die ausgesprochenen Holzfresser halten. Die in dem verholzten Gewebe vorhandene Stärke zu verzuckern, bedürften die Käfer keiner pflanzlichen Mikroorganismen, denn wir können annehmen, daß sie stärkespaltende Fermente selbst produzieren. Anders steht es mit den übrigen hauptsächlichen Bestandteilen des Holzes, der Zellulose und dem Holzstoff, dem Hadromal. Zelluloselösende Fermente fehlen den Wirbeltieren wahrscheinlich ganz und sind auch unter den Wirbellosen nicht häufig. Die Weinbergschnecke und der Flußkrebs besitzen z. B. nach den Untersuchungen Biedermanns und Moritz' eines, aber gerade von Insekten wissen wir, daß sie, wenigstens generell, nicht über ein solches verfügen. Raupen, Heuschrecken usw. vermögen sich ja den Inhalt der gefressenen pflanzlichen Gewebe nur insoweit nutzbar zu machen, als die Zellulosehüllen der Zellen nicht mehr intakt sind. Andererseits kennen wir eine ganze Reihe zelluloselösender Pilze und Bakterien, deren Tätigkeit es zu danken ist, daß die gewaltigen, alljährlich von den Pflanzen produzierten Zellulosemassen nicht ins Ungemessene anwachsen. Und ähnlich liegt es mit der Verdaulichkeit des Holzes, in dem die Zellulose mit dem Hadromal sich in ätherartiger Bindung befindet. Bis jetzt kennt man von keinem sich von Holzmehl nährenden Insekt eine das Hadromal spaltende Hadromase, wie eine solche z. B. der Hausschwamm besitzt. Liegt es da nicht nahe, daran zu denken, daß sich wenigstens ein Teil der vielen im Holze lebenden Insekten die Fähigkeit solcher Zellulase oder Hadromase produzierender Mikroorganismen zunutze gemacht und mit ihnen ein symbiontisches Verhältnis eingegangen hat, zumal wir ja längst wissen, daß ein ganz ähnliches, wenn auch nicht intrazellulares Zusammenleben mit zelluloselösenden Bakterien bei den pflanzenfressenden Säugetieren, am vollendetsten bei den Wiederkäuern, ver-

wirklicht ist? Allerdings müssen wir, wenn wir eine solche Vermutung aussprechen, auch bekennen, daß wir bis jetzt von derartigen postulierten Fähigkeiten der Hefepilze nichts wissen.

Die Tatsache, daß jenen Holzfressern Stickstoffverbindungen nur in sehr geringem Maße zur Verfügung stehen, ließe auch den Gedanken an eine Luftstickstoff assimilierende Fähigkeit der Hefen — mit Tracheen sind die Blindsäcke wohl versorgt — aufkommen. Hierbei wäre zu berücksichtigen, daß es nach den Erfahrungen von Zikes und Kossowicz (1912) tatsächlich sowohl Saccharomyceten als auch hefeähnliche Sprossen bildende Schimmelpilze gibt, die elementaren Stickstoff zu binden vermögen. Den Entscheid müssen wir weiteren Untersuchungen überlassen.

b) Lepidopteren

Wir besitzen eine Reihe von Untersuchungen, die sich auf die Darmflora von Schmetterlingsraupen, sowohl Makro- wie Mikrolepidopteren, beziehen und deren Ergebnisse Beziehungen zu unserem Thema haben, wenn auch hierbei die im Darmlumen frei vegetierenden Pilze neben intrazellulären Zuständen eine große Rolle spielen und überhaupt, wie sich zeigen wird, das Zusammenleben des Insekts mit gewissen Mikroorganismen bei weitem nicht durch die geregelte Innigkeit charakterisiert wird, wie in den vorangehenden und noch folgenden Fällen echter Symbiose.

Die Raupen der Schmetterlinge ernähren sich auf recht verschiedene Weise; die Mehrzahl frißt grüne Blätter und Triebe, vielfach indem sie in denselben minieren, zahlreiche bohren in Holz oder holzähnlichen Substanzen, wie in den Stielen und Kolben der Typha usw., andere sind ausgesprochene Spezialisten geworden, wie die von Bienenwachs und Chitinresten vornehmlich lebende Galleria mellonella, die Haare, Wolle, Papier u. a verzehrenden Tinea-Arten. Portier (1911) hat eine ganze Anzahl solcher Raupen mit verschiedenartiger Nahrung untersucht und kommt zu dem Schluß, daß sie sämtlich Pilze im Darmlumen und in ihren Geweben besitzen, die von wesentlicher Bedeutung für ihre Ernährung sind. Solange eine Raupe allerdings im Parenchym eines Blattes miniert, wohin sie durch die Ablage eines keimfreien Eies gelangt ist, ist sie völlig aseptisch. Portier konnte dies an Nepticula malella und Gracilaria syringella nachweisen, deren Darmlumen wie die zahlreichen, den ausgefressenen Kanal erfüllenden Kotballen frei von jeglichen Mikroorganismen sind. Prüft man den Darminhalt, so zeigt sich allerdings auch,

daß die Pflanzenzellen von den Mandibeln vorzüglich zerkleinert werden und daß kaum eine unversehrte Zelle zu finden ist. Die letztere Form, Gracilaria, die auf Flieder ein sehr häufiger Gast ist, verläßt, während Nepticula nie als Larve ins Freie kommt, nach einiger Zeit aus Platzmangel das Blattinnere und lebt auf der Unterseite der von ihr eingerollten Blätter; mit diesem Wechsel der Lebensweise geht nun auch eine weitgehende Veränderung im Bau des Mundes vor sich, die zur Folge hat, daß die Nahrung nicht mehr so sorgfältig zermalmt wird und ganze Zellen im Speisebrei recht häufig sind. In diesem Zustand sind nun aber die Larven nicht mehr aseptisch, sondern von Mikroorganismen reichlich infiziert.

Genauer hat dieselben Portier vor allem bei Holzfressern studiert, so bei Cossus, Sesia, Nonagria, Zeuzera u. a., bei denen der ganze Darm mit Holzbruchstücken erfüllt ist und außerdem der Speisebrei von dem Sekret aus Anhangsdrüsen des Darmes durchtränkt ist. Zwischen ihnen finden sich wieder massenhaft Mikroorganismen, die von Art zu Art verschieden zu sein scheinen. Vorherrschend aber sind es die Konidien des Pilzes Isaria, die sich hier, ohne jemals Mycelien zu bilden, lebhaft vermehren. Haben die Sporen ihre volle Entwicklung erreicht, so treten sie dank ihrer Beweglichkeit in das Epithel des Mittel- wie des Enddarmes über, wo sie zum Teil verdaut werden, zum Teil aber auch dem Untergang entrinnen. Diese letzteren gelangen dann, indem sie an der Basalseite die Zellen wieder verlassen, in das Blut und fallen hier zumeist Leukocyten zum Opfer. Am sichersten sind sie offenbar in den distalen Regionen des Darmepithels, wo sie die Zellen in dichten Massen erfüllen können und sich wahrscheinlich auch noch zu teilen vermögen. Was der Verdauung durch die Leukocyten entgeht, durchsetzt in unversehrtem Zustand alle möglichen Gewebe der Raupe, wie Muskulatur, und vor allem auch die Fettzellen, die besonders dort überflutet werden, wo sie die Geschlechtsorgane, vornehmlich die Hoden, umhüllen. Ein Teil aber tritt auch in die Eier über, wo sie mit aller Deutlichkeit zwischen den Dotterkugeln zerstreut nachzuweisen waren.

Besonders üppig wuchert die Isaria im Darm, wenn man die Raupen bei erhöhter Temperatur (25° — 30°) hält, die Pilze wimmeln dann auf der Oberfläche all der Holzteilchen. Diese allein besitzen nach Portier eine Cytase, die das Holz anzugreifen vermag, und die Schmetterlingsraupe ernährt sich nur insofern in indirekter

Weise von dem Holz, als sie den Überschuß der so entstehenden Isarien verdaut; diese sollen die einzige Nahrung des Insektes darstellen. Wir werden dabei an die Pilzgärten pflegenden und verzehrenden Termiten, Ameisen, Borkenkäfer und Dipteren (Ambrosiagallen) erinnert, nur daß hier nun die Gartenanlagen in das Darmlumen verlegt wurden und die scheinbare Speise der Raupe nur Nährboden für das Zuchtobjekt darstellen würde.

Bei allen Individuen aller holzfressenden Arten hat Portier das gleiche gefunden, ja auch bei Tinea und bei der Wachsmotte sollen entsprechende Anpassungen vorliegen, die erst noch weiterer Untersuchung bedürfen. Davon, daß im zerzupften Fettgewebe der letzteren Bakterien vorkommen, konnte ich mich auch überzeugen.

Portier hat **1911** — wir sind im vorangehenden vor allem seiner Darstellung der Verhältnisse in seinem noch eingehender zu besprechenden Buche „Les symbiotes" (1918) gefolgt — noch weitere Angaben über Nonagria typha gemacht, deren Raupen in Typha latifolia unter dem Wasserspiegel minierend das Mark verzehren und manchmal auch unter einer Luftglocke auf der Außenseite erscheinen. Er spricht hier in einer ersten Untersuchung von einem fusiformen Bazillus, der von sehr verschiedener Größe und beweglich, neben vielen anderen Mikroorganismen im Darmlumen lebt, und nach allem, was weiter von ihm berichtet wird, mit den Konidien der Isaria identisch zu sein scheint. Bei dieser Gelegenheit wird mitgeteilt, daß er sich nicht nur im Fett und den Muskeln, sondern gar auch im Nervensystem (!) finden läßt. Hinsichtlich der Bedeutung ist er insofern noch etwas zurückhaltender, als er meint, daß hier die Phagozytose nur zu einem großen Teil die gewöhnliche Verdauung ersetze. In einer zweiten Mitteilung erfährt man, daß bei der Verpuppung der Nonagria in einigen Tagen die gewöhnlichen Bakterien schwinden, hierbei aber nicht, wie bei pflanzenfressenden Arten, etwa bei Vanessa, die Puppe steril wird, sondern auch weiterhin zwei Mikroorganismen bestehen bleiben; der auf Kartoffeln ausgestrichene Körperinhalt ergab bei allen Individuen einen Mikrokokkus und eine weitere voluminösere Form. Es erschienen alsbald die Fäden einer Mucedinee, die rasch die Kartoffel mit einem weißlichen Überzug bedeckte und zahlreiche Sporen bildete. Säte man diese aus, so entstand eine typische Isaria, also die die Gewebe der Raupe überschwemmende Form. Nur schwer lassen sich in den künstlichen Kulturen die beiden Formen trennen, doch ist dies nach vergeb-

lichen Versuchen Sartory, einem Mitarbeiter Portiers, gelungen. An dieser Stelle erfährt man nun, daß es der Mikrokokkus ist, der unter Erzeugung eines Gases die Zellulose anzugreifen imstande ist.

Er soll auch in den Geweben ebenso allgemein vorkommen wie die Isaria, ja im Blute sich allein halten können, wo die Isaria-Kolonien, sei es durch die Tätigkeit der Leukocyten, sei es unter dem unmittelbaren Einfluß des Serums, rasch zugrunde gehen. Im Kot sind neben den gewöhnlichen Bakterien auch die beiden Symbionten zu finden. Legt man einen toten Schmetterling in eine feuchte Kammer, so bedeckt er sich alsbald mit den Fäden einer Mucedinee, die nichts anderes ist, als die symbiontische Isaria, auch hier von ihrem die Cytase liefernden Mikrokokkus begleitet.

In seiner letzten Darstellung kommt jedoch Portier, wie wir sehen, auf diesen letzteren nicht mehr zu sprechen und als Lieferant der Cytase tritt die Isaria selbst auf. Ob man daraus schließen darf, daß er seine früheren Angaben nicht mehr aufrecht erhält, weiß ich nicht zu sagen.

Bisher hatte man die Isarien für Pilze gehalten, deren Infektion für das Insekt tödlich verläuft. Nach Portier ist dies aber nur noch unter Umständen der Fall. Die in den Geweben sich findenden Konidien sind unschädlich, pathogen aber die Sporen, die sich auf den frei lebenden Hyphen bilden. Daß die Symbionten im Wirte stets auf dem Stadium der harmlosen Konidien verharren, dafür soll das Sekret von besonderen, den Spinndrüsen benachbarten Drüsen verantwortlich zu machen sein.

Meiner Meinung nach bedürfen Portiers Untersuchungen zum interessanten Kapitel der Ernährungsphysiologie der holzfressenden Insekten noch der Nachprüfung. Schon am Ende des vorhergehenden Abschnittes habe ich es von vornherein für wahrscheinlich erklärt, daß solche unter Umständen Holzsubstanzen lösende Mikroorganismen zu Hilfe nehmen, und die Möglichkeit, daß dann diese selbst, reichlich gedeihend, zum großen Teil verdaut werden, ist nicht von der Hand zu weisen, wenn es auch gewisse Schwierigkeiten macht, sich vorzustellen, daß die einen der Einwirkung verdauender Fermente des Wirtes unterliegen, die anderen aber nicht.

Was jedoch vor allem an Portiers Angaben auffallen muß, das ist der Umstand, daß das Zusammenleben von Tier und Pflanze hier so völlig ungeregelt ist. Der ganze Organismus des Insektes wird buchstäblich überschwemmt von den Pilzen; finden sie sich ja nicht nur im Darmlumen und im Darmepithel, sondern im Fett,

Blut, Muskeln und selbst im Nervensystem! Bei keinem der übrigen zahlreichen gesicherten Fälle von intrazellularer Symbiose kommt etwas Ähnliches vor. Daß unter solchen Umständen auch die Eizellen infiziert werden, darf nicht mehr als Kriterium eines geregelten Zusammenlebens gelten. Auch erfahren wir nichts über irgendwelche gesetzmäßigen Einzelheiten bei der Übertragung der Pilze in die Eizellen.

Portier hat noch eine weitere Untersuchung „Recherches physiologiques sur les Champignons entomophytes" (1911) veröffentlicht, die mir aber leider bis jetzt unzugänglich geblieben ist. Wesentliches hinsichtlich des gegenseitigen Abhängigkeitsverhältnisses dürfte darin aber kaum noch enthalten sein, da der Autor ja sonst sicher in seinem Buche darauf zu sprechen kommen würde. Es wird notwendig sein, erneut die entsprechenden Formen auf ihre Pilzfauna zu prüfen, um zu erfahren, ob es sich wirklich um ganz konstante Vorkommnisse handelt. Auf alle Fälle kann es sich nur um eine auf niederer Stufe stehende Symbiose handeln, die einer parasitären Infektion recht nahe steht. Aber selbst wenn die Erscheinung nicht so regelmäßig und verbreitet sein sollte, wie Portier annimmt, vermag sie uns zu zeigen, wie allmählich ein zufällig im Darmlumen sich einstellender und hier infolge der gebotenen Nahrung gedeihender Organismus in den Dienst eines anderen gestellt werden kann.

Welche systematische Stellung die Symbionten der Kleidermotte und der Wachsmotte einnehmen und ob Portier hinsichtlich ihrer physiologischen Leistung bei diesen Tieren Anhaltspunkte gewonnen hat, geht aus der mir zur Verfügung stehenden Literatur nicht hervor. Von vornherein ist auch bei diesen einseitigen Ernährungsweisen die Verwertung der Kräfte von Mikroorganismen sehr wahrscheinlich. Das Keratin der Haare, das den in Pelzwerk und Wollstoffen lebenden Motten (Tinea pellionella, Tineola biseliella u. a.) als Nahrung dient, stellt einen außerordentlich widerstandsfähigen Körper dar; daß es außer vereinzelten anderen Tieren, so den Mallophagen, auch Bakterien gibt, die Horn verwerten können, läßt daran denken, daß solche von Insekten ausgenützt werden. Das gleiche gilt hinsichtlich des Wachses. Wie weit die Anpassungsfähigkeit der Mikroorganismen an spezielle Futterquellen geht, möge man unter anderem daraus entnehmen, daß Rahn den Nachweis führte, daß es Pilze gibt, die sogar auf festem Paraffin zu wachsen vermögen, also wohl ein paraffinlösendes Encym ausscheiden.

4. Symbiose bei Pflanzensäfte saugenden Formen

a) Aphiden

Der „Pseudovitellus" der Blattläuse gehört zu den am längsten bekannten, aber mißverstandenen symbiontischen Organen der Hemipteren. Huxley beschrieb ihn zum erstenmal (1858) an den Imagines als ein Organ von wenig konstanter Form, dessen Zellen dotterähnliche Kugeln enthalten, die er für identisch mit echtem Insektendotter hielt. Er schuf ja auch, wie wir schon in der kurzen historischen Übersicht mitteilten, den Namen Pseudovitellus, der dann 1859 von Lubbock sogleich angenommen wurde. Witlaczil gibt in seiner „Anatomie der Aphiden" (1881) eine genauere Beschreibung des merkwürdigen Organes, das aus zwei seitlich im Abdomen zwischen den dorsoventral ziehenden respiratorischen Muskeln des Hinterleibes sich hinziehenden Strängen besteht, die im ersten Abdominalsegment beginnen und sich zwischen den erwähnten Muskeln jedesmal verengend, durch das zweite bis fünfte Segment ausdehnen, um sich ungefähr im sechsten über dem Enddarm zu vereinigen (Aphis pelargonii, platanoides, sambuci; Chaetophorus populi; Pemphigus bursarius). Nur ausnahmsweise liegt die Vereinigung weiter vorne (Callipterus tiliae) auf der Grenze des ersten und zweiten Segmentes. Der unpaare hintere Teil läuft über dem Enddarm spitz aus. Stark abgeplattete Zellen umhüllen das Organ; wir haben ein ausgesprochenes „Mycetom" vor uns. Zusammengesetzt wird es aus relativ wenigen, großen Zellen, die wohlentwickelte, stark chromatische, rundliche oder ovale Kerne mit einem stattlichen Nukleolus besitzen, und deren Plasma von den Pilzen außerordentlich dicht erfüllt ist. Die Färbung der Mycetocyten wechselt bei den einzelnen Arten ganz beträchtlich, sie ist bei den Callipterus-Arten blaßgrünlich, bei Aphis saliceti gelblich, bei Aphis sambuci dunkelgrün, bei Dryobius roboris bräunlichgrün, bei Pemphigus spirothecae graulich. Balbiani hat ferner gefunden, daß bei der gleichen Art die Färbung von Kolonie zu Kolonie wechseln kann; bei Aphis persicae und aceris gibt es grünen, gelben, braunen Pseudovitellus, offenbar in Abhängigkeit von der an den einzelnen Fundplätzen verschiedenen Ernährung.

Die Pilze selbst sind einander bei den einzelnen Arten recht ähnlich. Durchweg handelt es sich um wenige μ (2—4) im Durchmesser betragende kleine rundliche Gebilde, die auf den ersten Blick wie kleinste Kernbläschen aussehen. Auf guten Eisenhämatoxylin-

präparaten kann man einen sehr kleinen, einfachst gebauten Karyosomkern, aus einem chromatischen Korn und einer membranlosen Vakuole bestehend, erkennen, der sich durch hantelförmige Zerschnürung beider Komponenten teilt. Eine feinste Desmose verbindet dabei vorübergehend die beiden Tochterkaryosome (Buchner 1912). Die Vermehrung läuft, das hat bereits Sulç (1919) richtig erkannt, für gewöhnlich unter dem Bilde einer Querteilung ab, die Tochterzellen können eine Weile noch locker verbunden sein und aus 2—6 und mehr Individuen zusammengesetzte Sproßverbände liefern. Sulç will auch Sporenbildung und keimende Sporen gesehen haben; ob es sich wirklich darum handelt, vermag ich nicht zu entscheiden. Auch ich habe merkwürdige Bilder von einer Aphide der Weide mitgeteilt (1912), die man als Sporenbildung deuten möchte; zwischen Pilzen, die sich in zwei gleiche Hälften teilten, fanden sich mehr homogene, denen eine oder mehrere, bis vier kleinste, stark färbbare Körperchen anhaften, aber auch hier enthalte ich mich eines Entscheides. Wenn Sulç offenbar annimmt, daß alle Aphiden ein und dieselbe Symbiontenspezies enthalten, so kann ich dem nicht beistimmen. Die Unterschiede zwischen den Symbionten der einzelnen Blattläuse sind gering, aber bei genauerem Zusehen wohl vorhanden; schon die so sehr verschiedenen Färbungen sprechen ja dafür.



Fig. 54. Ausschnitt aus einer Mycetocyte von Drepanosiphum mit zum Teil beträchtlich angewachsenen Symbionten. Nach Buchner.

Während die von Fall zu Fall typische Größe nur wenig schwankt, kann man nicht selten in manchen Regionen der einen oder anderen Mycetocyte über die Norm weit hinausgehende Riesenformen finden, deren Durchmesser ein Zehnfaches dessen der normalen Pilze zu erreichen vermag (Fig. 54). Ich halte solche Pilze, deren Protoplasma viel flüssigkeitsreicher und weitmaschiger ist, als das der gewöhnlichen, für entartet. Es wird sich zeigen, daß ähnliche Erscheinungen auch anderweitig

vorkommen und wir werden dann nochmals von diesen Zuständen zu sprechen haben.[1]

Zwischen den Pilzen finden sich im stark verdrängten und auf den ersten Blick kaum aufzufindenden Protoplasma der Mycetocyten im Leben stark lichtbrechende Granula in wechselnder Menge. Auch Spuren von Glykogen vermochte ich nachzuweisen, das sehr reichlich in besonderen, den Mycetocyten dicht anliegenden Zellen gespeichert wird.

Zwei Untersuchern ist es bereits gelungen, die Symbionten der Aphiden außerhalb des Wirtes zu kultivieren. Pierantoni (1910) hatte die besten Erfolge, wenn er sie auf Kartoffeln impfte. Je nach der Ausgangsart erhielt er verschiedenfarbige, schöne Kolonien; bei etwa 15° entwickelten sie sich binnen drei bis vier Tagen, und nach acht bis zehn Tagen überzogen sie die ganze Oberfläche der Kartoffelscheibe. Während im Körper der Blattläuse die Vermehrung durch Knospung eine Seltenheit ist, soll sie in Pierantonis Kulturen die Regel gewesen sein.

Peklo (1912) verwandte als Medium verdünnte Bouillon mit 6 % Saccharose und zerdrückte hierin je eine in der Flamme abgesengte Aphide. Hier erschien nach drei Tagen ein Bodensatz in den Röhrchen, der sich als identisch mit dem Inhalt der Mycetocyten herausstellte. Durch Zwei- und Vierteilung entstanden des öfteren Sproßverbände der teils abgerundeten, teils vielkantigen Gebilde. Auf mit Bouillon und Saccharose hergestelltem Agar wachsen sie schnell und üppig und umgeben sich mit einer Gallerthülle. 1916 teilte der gleiche Autor mit, daß er seine Versuche, Aphiden-

1) Durch die Ergebnisse Peklos (1916), die mir erst nach Niederschrift dieser Zeilen bekannt wurden, wird es sogar wahrscheinlich, daß überhaupt der runde, flüssigkeitsreiche Zustand der Aphidensymbionten erst in Abhängigkeit von der spezifischen Umgebung auftritt. In künstlichen Kulturen der Blutlaussymbionten werden diese nämlich stets kleiner und konnten sogar in kleine Stäbchen übergeführt werden. Andererseits ist es möglich, den Organismus wenigstens zu einem teilweisen Riesenwuchs zu veranlassen, wenn man ihn längere Zeit auf Agar mit einer stickstoffarmen Nährflüssigkeit kultiviert. Auf dem oberen, austrocknenden Teile des Agars kann man dann eine Vegetation bekommen, die aus „Riesenkokken“ zusammengesetzt ist. An der Zusammengehörigkeit solcher Stadien mit echten Stäbchen kann nach Peklo nicht gezweifelt werden. Er versichert, daß seine Kulturen mit allen Kautelen angestellt wurden. Riesenkokken sah er direkt in Fädchen auswachsen, auch findet er in den Mycetocyten selbst zwischen den runden Insassen typische Bakterien, die demnach keine fremde Beimischung sein dürften.

symbionten zu züchten, fortgesetzt hat und Reinkulturen von denen der Blutlaus, Aphis tiliae, Aphis papaveris, Pemphigus erhalten hat.[1]

Peklos Studien sind vor allem für die Frage nach der systematischen Stellung der Blattlaussymbionten und ihre Bedeutung von Wichtigkeit. Denn, während Pierantoni sie als Saccharomyceten und Sulc als Schizosaccharomyceten bezeichnete, da an Stelle der Knospung bei ihnen die Zerschnürung in gleiche Teile getreten sei, kommt Peklo (1912, 1916) zu der Überzeugung, daß es sich um Azotobacter, also ein Bakterium handelt, das wegen seiner bekannten Fähigkeit, elementaren Stickstoff zu assimilieren, viel studiert wurde. Da sich Peklo selbst mit Azotobacter bereits beschäftigt hat, fällt sein Urteil zweifellos ins Gewicht. Tatsächlich besitzt dieses Bakterium überraschend ähnliche Formen und Vermehrungsweisen. Auch hinsichtlich der Farbstoffbildung wird man an die Aphidensymbionten erinnert. Dazu kommt, daß Peklo in seinen Kulturen ganz den gleichen Polymorphismus feststellte, wie er von Azotobacter chroococcum bekannt ist. Die runden kokkenähnlichen Zustände gingen, wie erwähnt, in lange, schlanke Stäbchen über oder erzeugten sarcinaähnliche Pakete.

Eine solche Auffassung hat viel Bestechendes für sich, und es scheint mir, daß man die ältere, von Nichtbotanikern aufgestellte Vermutung, der ich mich früher anschloß, zu ihren Gunsten aufgeben muß. Sie weist uns natürlich auch hinsichtlich der Frage nach der Rolle der Symbionten im Haushalt der Wirte auf deren Stickstoffversorgung hin. Alle bisher bekannt gewordenen Azotobacter-Arten sind mit einer einzigen Ausnahme zur Stickstoffbindung befähigt und wir dürfen daher vorläufig vermuten, daß der „Pseudovitellus" den bekannten Leguminosenknöllchen funktionell entspricht, in denen ja auch stickstoffbindende Bakterien hausen.

Wenden wir uns nun der Frage nach der Übertragung der Symbionten auf die Nachkommen und ihr Verhalten während der Embryonalentwicklung zu, so schlagen wir damit ein Kapitel auf, das an Irrungen reich ist, wie kaum eines im Bereich der so lange mißverstandenen intrazellularen Symbiosen. Wir wollen diesen Irrwegen einen Augenblick folgen, um ermessen zu können, wie die Zoologen, die den Schlüssel zum Verständnis nicht besaßen, sich schwer tun

1) Ich verdanke der Liebenswürdigkeit der Herren Prof. Nemec und Peklo in Prag meine Kenntnis von den Ergebnissen dieser tschechisch geschriebenen Arbeit; insbesondere hat mich letzterer durch Überlassung einer eingehenden Inhaltsangabe verpflichtet.

mußten, die Vorgänge am „Pseudovitellus" zu deuten, und zu sehen, auf welch absonderliche Erklärungsmöglichkeiten sie dabei gekommen sind. Besonders kompliziert wird die Sachlage noch dadurch, daß die Blattläuse einen Generationswechsel aufweisen, bei dem die Bildung großer, dotterreicher, befruchtungsbedürftiger Wintereier, die sich außerhalb des Muttertieres entwickeln, von der Erzeugung kleiner, fast ganz dotterfreier, parthenogenetisch bereits im Mutterleib sich entwickelnder Eier gefolgt wird, und daß in beiden Fällen aus sogleich noch zu erörternden Gründen die Übertragungsweise eine völlig verschiedene ist. Unzweifelhaft stellt die Oviparität, die bei allen anderen Phythopthiren die alleinige Fortpflanzungsweise ist, den ursprünglicheren Zustand dar und wir wollen deshalb auch hier uns zuerst mit ihr befassen.

Die ersten Angaben über das Auftreten des Pseudovitellus in Wintereiern rühren von Balbiani her (1869). Nachdem er eine genaue Darstellung der Entstehung der Ei- und Nährzellen im Aphidenovar gegeben, teilt er mit, daß schon kurz nach dieser Differenzierung auf die junge Ovocyte von der der Nähreinrichtung entgegengesetzten Seite her eine kleine, sich aus dem Follikel sondernde Zelle zuwächst, die er als „cellule antipode" bezeichnet. Wenn die junge Eizelle so weit herangewachsen ist, daß sie sich berühren, erfolgt eine Verschmelzung derart, daß die fremde Zelle nun im Eidotter liegt und mit einem feinen, sich verjüngenden Stielchen dort verankert ist, wo die Follikelepithelien zusammenstoßen und dem von den Nährzellen ausgehenden Strang den Durchtritt zu dem nächst alten Ei lassen. War die Feststellung dieser Zelle, an der er Kern und gelegentlich auch einen Nukleolus erkennt, nach Balbiani eine schwierige Sache, so ist es andererseits leicht, auf späteren Stadien an dem gleichen Pole des Eies eine Masse zu finden, die mit dem Alter des Eies etwas zunimmt, und, oft ganz scharf umschrieben, aus kleineren Elementen zusammengesetzt ist, zumal diese im Leben meist schön grün gefärbt ist. An abgelegten Eiern läßt sie sich gar mit dem bloßen Auge als kleines grünes Pünktchen erkennen. Bei Lachnus roboris, dessen Eier im Verhältnis zum Tiere riesig sind (1,43 mm, bei etwa doppelt so großer Länge des Muttertieres) steigt der Durchmesser des Körpers auf 0,38 mm. Die sorgfältigen Beobachtungen Balbianis, die über die seiner Vorgänger Huxley und Metschnikoff hier weit hinausgingen, an den die „masse polaire" zusammensetzenden Teilchen trugen aber zugleich den Keim für eine völlig verfehlte Deutung des Vorgangs in sich. Er erkennt

an zerdrückten Eiern, daß sie regelrechte Zellen und keineswegs unorganisierte Dotterkugeln darstellen, findet kleinste Kerne in ihnen und beobachtet gar, wie sie sich hantelförmig teilen. Dadurch wird er verführt, hier ein dem Tiere eigenes, aus seinen Zellen aufgebautes Organ zu sehen, und weitere, nur oberflächliche topographische Ähnlichkeiten etwas späterer Stadien mit Urgeschlechtszellen bei Insekten verführen ihn, in ihm eine nicht mehr funktionierende männliche Geschlechtsdrüse, in den runden Zellen aber Spermatozoen zu sehen. Dabei beirrt es ihn keineswegs, daß auch die männlichen Tiere einen Pseudovitellus besitzen; er denkt sich die Aphiden ursprünglich als Zwitter und meint, daß im weiblichen Geschlecht dieser Zustand noch erhalten sei, im männlichen aber die Hoden eine Modifikation des weiblichen Teiles darstellen und der eigentlich männliche Anteil, der grüne Pseudovitellus, nur noch als funktionsloses Zeugnis früherer Einrichtungen beibehalten wird. Zum Teil ganz richtige Beobachtungen und die phantastischsten Hypothesen mengen sich also hier. Denn daß damit eine Übermittlung des Pseudovitellus als solchem durch die Eier festgestellt worden war, liegt auf der Hand. Später wird es, wenn man die Physiologie der Symbionten genauer erforschen wird, vielleicht einmal von Interesse sein, daß nach Balbiani bei manchen Formen nicht sofort im Ei die definitive Farbe des Pseudovitellus sich zeigt. Bei Lachnus agilis und roboris erscheint zunächst ein intensives Gelb, dann Gelbgrün und endlich Grün. Selten bleibt die Masse ungefärbt, wie bei Chaetophorus populi.

Als nächster stellt Tannreuther (1907) die Entstehung des auch ihm noch unklaren Pseudovitellus im Aphidenwinterei dar. Auch er tappt dabei im Dunkeln. Aus dem Follikelepithel sollen nach ihm Kerne in das Ei einwandern, und in diesem sich mitotisch teilen, bis das Chromatin in kleine Stückchen zerbröckelt, die kernähnliche, in gesonderten Haufen beisammenliegende Bläschen liefern. Sie stellen dann den Pseudovitellus dar. Er steht auf dem bis vor kurzem herrschenden Standpunkt, daß wir in ihm ein eigentümliches Reservematerial zu sehen hätten, das der Ernährung des Embryos dienen soll, ja nach seiner Meinung unter ungünstigen Bedingungen fast ganz von ihm verbraucht wird.

Weitere Angaben über Pseudovitellusbildung im Winterei sind mir in der Literatur nicht aufgestoßen. 1912 vermochte ich dann, nachdem man in dem rätselhaften Organ ein Mycetom erkannt hatte, die Infektion derselben durch die Symbionten richtigzustellen. Zumeist

liegt eine Reihe allmählich heranwachsender Eier in jeder Eiröhre hintereinander, bei manchen Formen findet man aber auch einfächerige Eiröhren; das Ende trägt allemal eine Gruppe großer, als Nährzellen funktionierender Drüsenzellen, von denen als Sekretbahnen besondere Nährstränge in die daran angeschlossenen Eizellen der betreffenden Röhre ziehen. Von einem gewissen Alter an, das noch vor der reichlicheren Speicherung des Dotters liegt, wird das sich büschelförmig zerfasernde Ende des Nährstranges aus dem Eiplasma gedrängt und der betreffende Strang degeneriert. Zu dieser Zeit — wir halten uns an die bei Drepanosiphum zu beobachtenden Verhältnisse — beginnt sich das Ei, das vor dem aus der Nähranlage ausgeschalteten liegt, an seinem hinteren Ende in einer scharf abgesetzten ringförmigen Zone vorzubuchten, die alsbald, wenn das Ei im Wachstum fortgeschritten und schon beträchtlichere Dottermassen gespeichert hat, für die Infektion von Bedeutung wird. Denn in der engbegrenzten Follikelzone, die diesem vorspringenden Ring anliegt, und nur in dieser, entdeckt man nun die kleinen, runden Pilze, die wir als Bewohner der Mycetocyten kennen (Fig. 55*a*). Sie liegen im Plasma der Follikelzellen, die in der Regel ganz intakt bleiben, manchmal aber hier wie zerfallen erscheinen, ja in Tröpfchen aufgelöst, eine Lücke in dem sonst geschlossenen Epithel auftreten lassen. Auch äußerlich liegen hier hier und da frei in der Lymphe flottierende Symbionten an. Das Ei besitzt zu dieser Zeit schon ein relativ starkes Chorion, aber dieses scheint den Eindringlingen keinen wesentlichen Widerstand entgegenzusetzen; die Pilze finden sich vielmehr an den entsprechenden Stellen auch im Eiplasma selbst, zunächst vereinzelt zischen den Dotterkugeln (Fig. 55*b*). Der Zuzug auf dem eingeschlagenen Wege aber dauert noch eine gute Weile an, so daß eine recht ansehnliche Menge der Symbionten in das Ei gelangt und hier allmählich einen mächtigen Klumpen am hinteren Pol entstehen läßt, den schon Balbiani sich bilden sah (Fig. 56). An seinem Wachsen nimmt aber sicher auch die gleichzeitige Vermehrung der Pilze Anteil; darauf werden die morulaähnlichen Haufen zurückzuführen sein, die man an diesem und anderen Objekten im Ei findet.

Der feine Zipfel, in den das Ei auf unseren Abbildungen sich am hinteren Ende auszieht, entsteht im Zusammenhang mit den Resten des resorbierten Nährstranges und stellt die Anlage des Eistielchens dar; seine Ansatzstelle senkt sich nun etwas in das Ei ein und das kommt dadurch zustande, daß jene ringförmige Kante

sich immer mehr verengt und damit näher an das Stielchen rückt, bis es dasselbe eng umschließt. Wir müssen auf diese Einzelheiten etwas eingehen, denn es ist von besonderem Interesse für die Erkenntnis der feineren Vorgänge der Infektion, zu sehen, wie nun



Fig. 55. Zwei Stadien der Infektion des Wintereies von Drepanosiphum. Nach Buchner.

die Einfallspforte sich entsprechend diesen Veränderungen verschiebt. Sie rückt ebenfalls immer näher an den Eipol heran, so daß man den Schluß ziehen muß, daß diese Stelle des Chorions für den Durchtritt in irgendeiner Weise ausgezeichnet ist. Vereinzelt bleiben auch nicht selten noch Pilze im Gewebe des Follikels in der Region

des Eistielchens liegen, die nicht mehr mit aufgenommen werden können. Mit Erreichung einer annähernd für jede Form gesetzmäßigen Pilzmenge hört der Zustrom aus der Leibeshöhle auf.

Die Einzelheiten des Vorganges werden von Art zu Art wohl wechseln, ja eingehende vergleichende Untersuchungen über die Varianten der Infektion in einer kleinen Gruppe wären recht erwünscht, da sich aus ihnen leichter das Wesentliche abstrahieren ließe; ich habe z. B. selbst eine Aphide beobachtet, bei der die

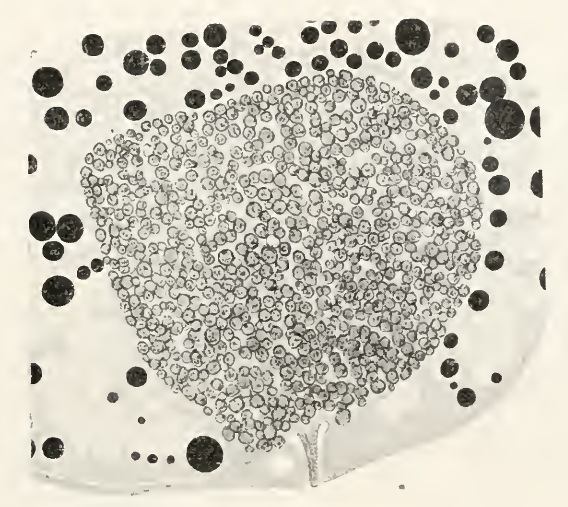


Fig. 56. Infektion des Wintereies von Drepanosiphum vollendet. Nach Buchner.

durch den Follikel wandernden Pilze bereits in großen, traubigen Sproßverbänden beisammen lagen. Aber jedesmal wird sich ergeben, daß die Infektion sowohl zeitlich als räumlich als quantitativ eng begrenzt ist, wie wir das bei Drepanosiphum erlebten.

Was die rätselhafte nach Balbiani in die junge Eizelle einwandernde kleine Zelle betrifft, die nach ihm den Pseudovitellus erzeugt, so handelt es sich sicher nicht um eine wirkliche Zelle; eine solche tritt, wie wir sahen, dort zu keiner Zeit auf.[1] Balbiani ist offenbar bei seiner vornehmlich am frischen Objekt durch-

1) Diese angeblich einwandernde Zelle hielt ich, bevor ich die Verhältnisse kannte, für ein Analogon der nach meinen Keimbahnuntersuchungen bei Sagitta dort in die Eier eintretende Zelle, deren Zufallsprodukte die Urgeschlechtszellen beladen. Als ich daraufhin die Aphiden prüfen wollte, stieß ich zum ersten Male auf die Insektensymbionten, deren wahre Natur kurz vorher Pierantoni und Sulc enthüllt hatten.

geführten Untersuchung durch Vorgänge, die mit der Bildung der Nährstränge und Eistielchen zusammenhängen, getäuscht worden. Bei Tannreuther ist es denkbar, daß er einwandernde Pilze gesehen und diese für Follikelkerne gehalten hat. Daß durch Mitosen und Kerndegenerationen die Pseudovitelluskugeln entstanden, ist natürlich ausgeschlossen. Ich vermute, daß die auf seiner Abbildung wiedergegebenen Mitosen bereits solche von embryonalem Zellmaterial sind, die, wie wir sogleich sehen werden, alsbald die Symbionten in sich aufnehmen.

Über das Verhalten der Pilzmasse während der Embryonalentwicklung hat auch Balbiani zuerst Angaben gemacht und Tannreuther weitere Einzelheiten hinzugefügt, die es gestatten, ein ziemlich genaues Bild davon zu entwerfen, wenn wir nur die Bilder in der Weise umdeuten, wie es unsere heutige Kenntnis nötig macht. Darnach entstehen die ersten Furchungskerne mitten im Ei, auch die vier und acht weiteren Kerne nehmen mehr die Mitte ein, dann schwärmen sie unter ständigen Teilungen mehr nach der Peripherie auseinander und erreichen zum Teil die Eioberfläche. Am hinteren Pole hindert sie hieran jedoch zunächst die mächtige Pilzmasse; es ist bereits an der übrigen Oberfläche ein zusammenhängendes Blastoderm gebildet, wenn hier erst die ersten embryonalen Kerne aus dem angrenzenden Blastoderm, nicht aus der Masse der im Dotter verbleibenden Furchungszellen in den hintersten Teil der Pilzkugel übergetreten sind (Fig. 57*a*). Das Blastoderm zieht sich hierauf von dem nun als embryonales Mycetom zu bezeichnenden Körper zurück und schlägt seinen Rand längs desselben nach innen um. Dies ist der Beginn der Invagination des Keimstreifs, die also hier genau am hinteren Pol vor sich geht, und zwar derart, daß die Infektionsmasse gleich einem Pfropf in die Einstülpungsöffnung zu liegen kommt (*b*). Schreitet die Invagination fort, so schiebt sie diesen Pfropf vor sich her nach innen, tief in den Dotter hinein, und drängt ihn schließlich von sich ab, so daß die Einstülpung sich schließen kann und das Mycetom nur noch etwas mit ihrem Scheitel verlötet, hinter ihr im Dotter liegt (*c*). Waren die künftigen Mycetocytenkerne zunächst nur an der dem Blastodermrand entsprechenden Seite zu finden, so liegen sie nun in dem ganzen Ballen zerstreut und es ist nach einer Figur Tannreuthers (unsere Fig. *c*) möglich, daß sich auch jetzt noch ein Übertritt von Zellen des Keimstreifs in denselben vollzieht (jene merkwürdigen großen Kerne an der Berührungsstelle). Anfangs stellt das Ganze noch ein Syncytium dar,

wir müssen uns nun aber vorstellen, daß jetzt die Kerne Protoplasma um sich abzugrenzen beginnen und damit jeweils einen Teil der Pilze in sich aufnehmen. Genaue Berichte über diese nicht uninteressante Phase haben wir jedoch nicht, ich glaube nur, daß wir in der von dem Autor allerdings gänzlich mißverstandenen Abbildung Tannreuthers, Tafel 51, Fig. 47, eine Illustration dieses Prozesses vor uns haben.

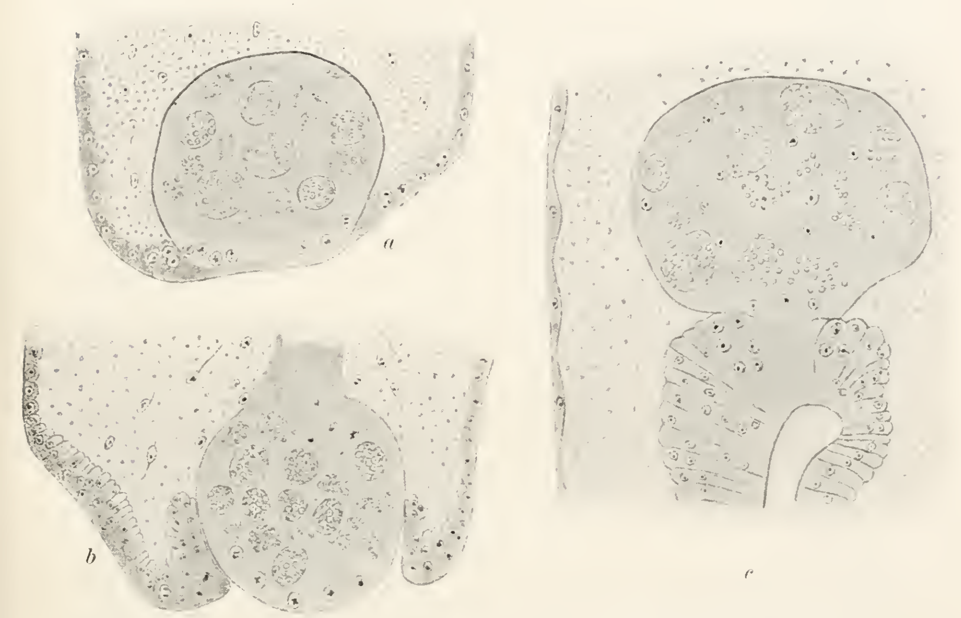


Fig. 57. Die Symbionten während der frühen Embryonalentwicklung des Wintereies einer Aphide.
a) Blastodermstadium (hinteres Ende),
b) Beginn der Invagination des Keimstreifens,
c) fortgeschrittene Invagination (oberes Ende).
Nach Tannreuther.

Bei dem allmählichen in die Tiefe Drängen schwindet natürlich von außen gesehen der anfänglich frei zutage tretende grüne Körper allmählich immer mehr, bis er ganz unsichtbar wird. Schon Balbiani hat diesen an einen allmählichen Urmundverschluß erinnernden Prozeß sehr hübsch abgebildet.

Auf Stadien, wie wir sie nun etwa erreicht haben, und etwas älteren bleibt dann die Entwicklung den Winter über stehen. Mitteilungen Flögels, der an Schnitten die spätere Entwicklung der Johannisbeerblattlaus, wenn auch nur flüchtig, untersucht hat

(1904—1905), gestatten uns, die Schilderung noch etwas weiter fortzuführen. Der Keimstreif schließt sich nun, nach dem er etwa $^2/_3$ der Länge des Eies durchsetzt hat, nach außen zu ab, differenziert sich in Keimscheibe und Amnion, und diese erstere legt Kopf, Abdomen, Mundgliedmaßen und Extremitäten an. Die Mycetocyten haben sich dann gegeneinander abgegrenzt und die einzelnen Zellen stellen nur noch einen lockeren Haufen dar, der über die Abdominalanlage zu liegen kommt, dicht vor die embryonalen Ovarien, die schon Balbiani zu einer Zeit, wo die Pilze noch einen geschlossenen runden Körper darstellen, also sehr frühe, im engsten Zusammenhang mit ihnen auftauchen sah. Wird der Mitteldarm gebildet, so teilt dieser die Mycetocyten in eine dorsal und ventral gelegene Portion; die hierauf bezüglichen Angaben sind jedoch noch zu fragmentarisch; man muß wohl annehmen, daß ein lockerer Zusammenhang zwischen den Pilzzellen stets bestehen bleibt, und auch die quere Verbindungsstelle noch auf die ursprüngliche unpaare Anlage zurückzuführen ist. Hierzu berechtigen uns entsprechende Erfahrungen an anderen Objekten.

Außerordentlich interessant gestaltet sich nun der Vergleich der Übertragungsweise in den viviparen Generationen. Die ältere Literatur enthält eine Häufung von Irrtümern und Mißverständnissen. Die Untersucher quälen sich in der verschiedensten Weise mit den einzig in der Embryologie dastehenden Verhältnissen ab. Schon der erste Untersucher Leydig (1850) erkannte etwas recht Wesentliches, wenn er sah, daß der Pseudovitellus nicht, wie wir das nach dem eben Gehörten erwarten sollten, auch in diesem Fall schon vor der Furchung in der Eizelle auftaucht, sondern erst auf einem gewissen embryonalen Stadium im Innern als eine grüne oder gelbliche körnelige Masse in die Erscheinung tritt, welche anfangs frei zwischen den Zellen zu liegen scheint und später deutlich zu größeren Ballen zusammengehäuft wird. Eingehender behandelt der Altmeister der Entwicklungsgeschichte wirbelloser Tiere, Metschnikoff (1866), die Frage an Aphis rosae und pelargonii. Bereits außerordentlich früh beginnt sich das nicht der Besamung bedürftige Ei der Sommergenerationen zu furchen. Es ist zu dieser Zeit kaum größer als die Nährzellgruppe, die mit ihm zusammenhängt und hat keinerlei geformte Reservestoffe gebildet. Rasch wird durch synchrone Teilungen eine Blastodermschicht aus relativ wenigen Zellen formiert, die am hinteren Ende nur mangelhaft ausgebildet, hier aus immer niedriger werdenden Elementen zusammengesetzt ist und das reich vakuolisierte

Eiplasma bis an die Oberfläche treten läßt; hierauf soll nun nach Metschnikoff dieser hintere Teil durch eine quere Scheidewand vom eigentlichen künftigen Embryo abgetrennt werden, die Kerne desselben schwinden und der in ihm enthaltene „Dotter" körnelig zerfallen, während die Zellen der Querwand sich rege teilen und einen nach innen drängenden Wulst, den „Keimhügel" bilden. In diesem entsteht jetzt auf unbekannte Weise eine Zelle, die im Gegensatz zu allen anderen, einen grünlichen oder gelblichen körneligen Inhalt birgt, die Anlage des Pseudovitellus. Der abgestoßene Teil aber, das „zylindrische Organ" verschmilzt mit dem Follikelepithel, um ein besonderes noch lange zu verfolgendes Organ zu bilden, das sich gänzlich vom Embryo löst und, ohne an seiner Entwicklung weiter teilzunehmen, endlich schwindet.

Die Zelle im „Keimhügel" aber läßt Metschnikoff sich weiterhin teilen und daraus einen Haufen wohl begrenzter Zellen hervorgehen, die sich alsbald von dem Hügel sondern, der nun eine weitere Zellgruppe, die Genitalanlage, in das Innere abgibt. Manchmal sieht er gar noch, wenn die Invagination des Keimstreifs vor sich geht, eine sonderbare Verbindung des degenerierenden zylindrischen Organs mit dem Scheitel der Einstülpung durch ein „zapfenförmiges Organ" hergestellt, das aber rasch wieder schwindet und keine wichtige Rolle zu spielen scheint.

Viel besser beobachtete Witlaczil die zweifellos kompliziert gelagerten Verhältnisse (1884). Aber auch er machte an entscheidenden Stellen noch Fehler, die Metschnikoff wieder nicht gemacht hatte. Sein Material bestand vor allem in Aphis platanoides, daneben aber in vielen anderen Blattläusen. Er kann der rätselhaften Darstellung seines Vorläufers hinsichtlich einer seltsamen Selbstamputation des Embryos nicht beipflichten. Auf dem Stadium, wo nach diesem die Abschnürung des zylindrischen Organes erfolgt, zeigt nach ihm das Follikelepithel am hinteren Pole infolge besonders starken Wachstums einiger Zellen eine beträchtliche Anschwellung. Von diesen wächst dann, wie es scheint, nur eine einzige Zelle gegen das Ei und verursacht, da sie sich schnell vergrößert und ihre Kerne vermehrt, dabei aber immer mit dem übrigen Follikel im Zusammenhang bleibt, einen keulenförmigen Körper, der sich von hinten in das Blastoderm eindrückt und dieses vor sich her drängt. Sein Protoplasma wird früher oder später grünlich, erhält also die charakteristische Pseudovitellusfärbung. Dieser Zustand steigert sich allmählich so weit, daß der ganze vom Blastoderm

umschlossene Raum von jener pseudovitelluserfüllten Wucherung des Follikels ausgefüllt wird und diese immer noch von einem nun stark gedehnten Blastodermbelag umspannt wird. Dabei bleibt eine schlanke Verbindung mit dem Follikel immer noch bestehen. Zuerst schwindet dann die Blastodermhaut um den Pseudovitellus und treten in diesem Zellgrenzen auf. Während aber außer diesem bisher nur noch die Urgeschlechtszellen und einige von Metschnikoff übersehene und ganz nach vorne verdrängte Dotterzellen innerhalb des Blastoderms lagen, erfolgt jetzt eine zweite Einstülpung an ebenderselben Stelle, die zur Bildung von Keimstreif und Amnion führt und den Pseudovitellus notwendig auf die Seite drücken muß. Metschnikoffs zylindrisches Organ ist offenbar mit der Follikelwucherung Witlaczils identisch, sein zapfenförmiges Organ mit dem Stiel derselben, der schließlich die Verbindung mit dem Follikel aufgibt.

Als dritter Untersucher gesellt sich Will (1889) hinzu, der zum erstenmal auch die Schnittmethode heranzog, ohne daß er damit in den für uns hier wichtigen Punkten wesentlich weiter kommt. Nach seiner Meinung liegen die Dinge ganz anders und viel einfacher; die Follikelwandung verdickt sich lokal, die davon betroffenen Kerne atrophieren und tragen mit ihren Zerfallsprodukten dazu bei, hier im Follikelplasma zahlreiche Dotterkörnchen entstehen zu lassen, die nun, ohne von Kernen begleitet zu sein, in das Innere des Embryos überströmen und hierbei auch das Blastoderm nicht vor sich her treiben. Von Dingen, die mit dem zylindrischen Organ Metschnikoffs etwas zu tun hätten, beobachtet er gar nichts

Wir sind noch nicht am Ende mit diesem Ringen um die Herausarbeitung der einzigen wirklich richtigen Darstellung. Henneguy macht in seinem Insektenwerk (1904) mit einer nachgelassenen Studie Balbianis über diesen Vorgang bekannt, die den Versuch darstellt, die Verhältnisse seinen Vorstellungen von der Entstehung des Pseudovitellus im Winterei anzupassen. Er sah eine sackförmige Verdickung hinten, etwas seitlich am Follikel junger Embryonen, von der aus eine einzige Zelle in das Blastodermstadium hinüberwandert, hier wächst und offenbar durch Knospung sich mit kleinen Tochterzellen bedeckt, die sich dann alsbald mit den grünen Einschlüssen beladen. Im gleichen Jahr macht Stevens eine Beobachtung, die über das bisher Gesehene hinausgeht. Sie findet in jener immer wieder getroffenen Follikelanschwellung eine zentrale Öffnung und zieht, daß durch sie die Inhaltsmassen der Pseudo-

vitelluszellen, in denen sie dotterartiges Nährmaterial sieht, hinüberfließen. Sie neigt deshalb dazu, die die Öffnung umstellenden Zellen den Schluckbewegungen ausführenden Zellen bei Trematoden und Planarien zu vergleichen.[1]

Stimmen alle diese Autoren wenigstens darin überein, daß der Pseudovitellus erst im jungen Embryo, jedenfalls nach der Blastodermbildung, auftaucht, so vollenden Angaben Tannreuthers und Hirschlers die Verwirrung. Ersterer, der zwei Melanoxanthus-Arten untersuchte, ist der Meinung, daß schon, bevor das Ei sich furcht, Follikelkerne in den Ovidukt übertreten, sich hier weiter teilen, den Dotter bilden und dann in den Embryo überfließen; und Hirschler teilt in Kürze, ohne eine Abbildung zu geben, mit, daß Rhopalosiphum und Aphis rosae seinen Pseudovitellus bereits im unentwickelten Sommerei anlege!

Nachdem die Natur des Pseudovitellus geklärt worden war, konnte kein Zweifel mehr darüber bestehen, daß die sonderbaren älteren Beobachtungen sich alle dadurch erklären, daß hier ein Infektionsvorgang am Embryo sich abspielt. Immer wieder werden Beziehungen zum Follikel erkannt und von Miß Stevens gar solche mit Mycetocyten selbst. Was nun aber im Einzelnen richtig und was falsch war, konnte nur durch eine auf der neuen Erkenntnis fußenden Nachprüfung festgestellt werden. Bereits Sulc, der sonst die Übertragungsverhältnisse nicht berücksichtigte, gibt Angaben und Bilder von Aphis amenticola, die mir jedoch ganz unklar geblieben sind (1910). Er findet schon an Eiern, die noch vor der Reifeteilung stehen, freie Pilzzellen, die im Begriff sein sollen, sich zwischen die Follikelzellen einzuzwängen und steht offenbar auch auf dem Standpunkt, daß die Infektion schon vor der Furchung vor sich geht. Stadien, die einerseits bereits unzweifelhaft Blastodermstadien darstellen, andererseits aber zu dieser Zeit noch lange Pilze aufnehmen, bezeichnet er noch als Eier, hält offenbar die Infektion derselben bereits für abgeschlossen und will keine Beziehungen des lokal verdickten Follikels zu dieser anerkennen.

Ich habe nun vor einiger Zeit angesichts dieser Sachlage einen meiner Schüler veranlaßt, sich erneut an dem Problem zu versuchen und die nun hier zum erstenmal eingehender mitgeteilten Beobachtungen Sell's klären jetzt, ich darf wohl sagen, definitiv dieses Chaos.

1) Die Abbildung, die sie von einer Infektion eines Wintereies gibt, ist ganz unrichtig. Es kann hier nur ein zerrissenes Ei vorliegen, in das sich in breitem Strom Pseudovitellus ergießt.

Man könnte mir vielleicht einwenden, wozu dann all die alten Irrwege nochmals hier zu durchwandeln gewesen seien, aber mich dünkt es nicht uninteressant, einmal in einem so speziellen Fall der Symbioseforschung das Tappen im Dunkeln mit anzusehen, dem erst das Zauberwort: „Nicht Dotter, sondern selbständige symbontische Lebewesen" ein Ende machen konnte. Dabei wird sich zeigen, wie jeder ein Stückchen Richtiges beobachtet hatte und die vielfachen Verurteilungen der jeweils letzten, ihrer Sache ganz sicheren Forscher oft ganz unberechtigt waren.

Für eine Infektion der Eier vor der Entwicklung, wie es Hirschler will, oder ein Eindringen der Pilze zwischen die Follikelzellen zu dieser Zeit, wie es Sulc annimmt, konnte Sell nirgends Anhaltspunkte finden. Sie setzt vielmehr tatsächlich erst nach Bildung des Blastoderms und auch nach der Sonderung der Urgeschlechtszellen ein (Fig. 58). Von Anfang an wird das Blastoderm am hinteren Pole nur mangelhaft ausgebildet, so daß die von Dotter durchsetzte Plasmaschicht hier bis an die Oberfläche steigt. In einer davorgelegenen Ringzone tritt die Gonadenanlage aus dem Verbande des Blastoderms heraus und bildet einen gesonderten, das Blastoderm in zwei ungleiche Teile teilenden zentralen Zellhaufen (*a*, *b*). Dieses Stadium ist identisch mit dem Metschnikoffs, das einen „Keimhügel" auftreten läßt, der nach hinten zu ein seiner Meinung nach dem Untergang verfallendes „zylindrisches Organ" mit flachen Zellwänden abtrennt. Tatsächlich ist das Schicksal des vor und hinter den Geschlechtszellen gelegenen Zellmaterials ein völlig verschiedenes. Vorne wird ein dicht geschlossenes Epithel aus plasmareichen Zellen beibehalten, der hintere Abschnitt aber, mehr oder weniger vakuolisiert, sondert sich scharf von ihm ab. Nicht nur, daß eine leichte Ringfurche dazwischen einschneidet, der ganze Habitus dieser Zellen ist ein anderer und man gewinnt wirklich den Eindruck, daß hier ein Teil des embryonalen Materiales abgelöst wird, zumal wenn nun der hintere Rand des vorderen Blastodermabschnittes sich nach innen krümmt und die Gonadenanlage, die Dotterzellen zusammendrängend, nach vorne schiebt. Tatsächlich aber stellen diese Zellen die künftigen Mycetocyten dar. Zunächst bilden sie ein Syncytium, dessen Protoplasma eine eigentümliche, dichtere, stark färbbare Beschaffenheit annimmt; die Kerne wachsen dabei beträchtlich an und entwickeln einen großen Chromatinnukleolus; dann formiert sich diese Masse zu einem etwa eiförmigen Körper, der von dem übrigen Blastoderm umfaßt und ähnlich wie die Gonade mehr nach vorne

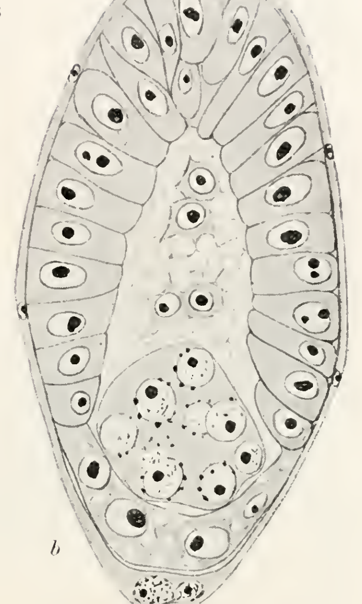


a) Bildung des Blastoderms und Auftreten der Urgeschlechtszellen.

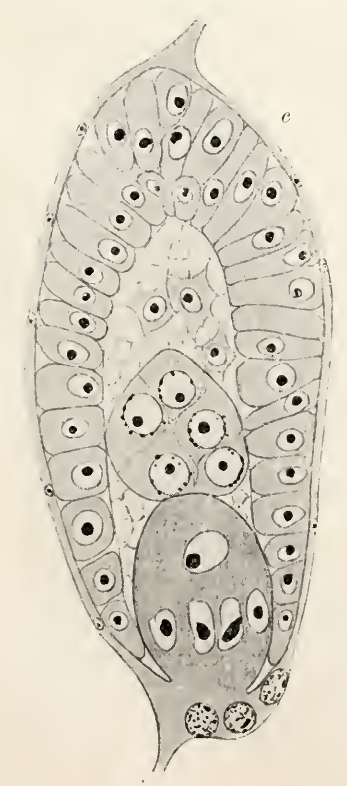
b) Urgeschlechtszellen und hinterer Abschnitt des Blastoderms gesondert.

c) Hinterer Abschnitt des Blastoderms verschmilzt mit dem Follikel.

d) Übertritt der ersten Symbionten in den Embryo.



Frühe Entwicklung und Infektion des parthenogenetisch erzeugten Aphidenembryos (Aphis sambuci).
Nach Originalzeichnungen von Sell.



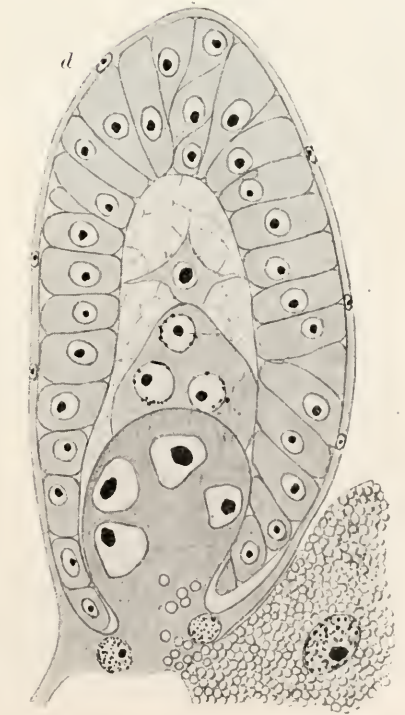


Fig. 58.

gedrängt wird, so daß eine Verkürzung des Embryos damit eintritt (*c*). Gleichzeitig aber wird sie an ihrem hinteren Ende mit dem Follikelepithel verlötet, das, wie das schon früher immer beobachtet wurde, seit dem 64-Zellenstadium sich hier lokal stark verdickt hat, indem ein Kranz von Zellen stark herangewachsen ist und deren Kerne sich beträchtlich vergrößerten. Damit ist nun nicht nur Wohnung für die zu erwartenden Pilze geschaffen, sondern auch zugleich der Weg für dieselben bereitet. Die Pseudovitelluszellen begleiten ja die Eiröhren beiderseits dicht und man kann jetzt erkennen, wie alsbald eine solche dichtbenachbarte einen Teil ihrer Inwohner entläßt und diese in kontinuierlichem Strom in das keulenförmige Syncytium hinübertreten (*d*). Untersucht man die eigenartige Empfangsstelle genauer, so zeigt sich, daß im Follikel eine von etwa fünf angeschwollenen Zellen umstellte Öffnung geschaffen wurde, in die sich ein Fortsatz des Syncytiums hineinerstreckt, der allein die Symbionten aufnimmt. Die Follikelzellen selbst bleiben stets ganz frei von ihnen (Fig. 59) Tatsächlich streckt also das Ei eine Art Empfängnishügel aus.

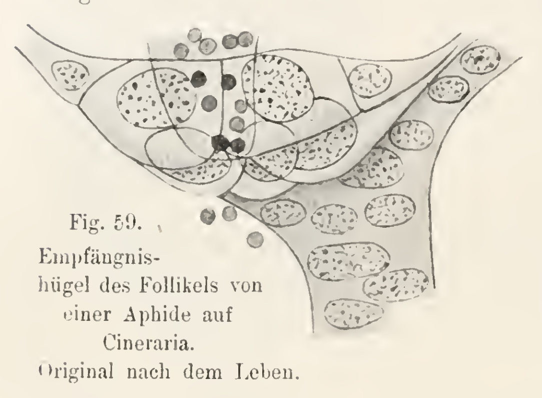


Fig. 59. Empfängnishügel des Follikels von einer Aphide auf Cineraria. Original nach dem Leben.

Ganz allmählich ergreifen die Pilze Besitz von dem ihnen zur Verfügung gestellten Raum. Anfangs bleibt die distale Region noch frei, in die die Kerne auszuweichen pflegen (*d*), allmählich aber nimmt die Mycetomanlage und die Pilzmenge, immer noch durch einen immer längeren und schlankeren Stiel mit der Außenwelt in Verbindung, ganz beträchtlich zu und prägt dann dem ganzen Habitus des Embryos seinen Stempel auf. Vom Rande her beginnend grenzen dann auch die Kerne pilzhaltige Plasmaterritorien um sich ab und teilen allmählich alles in Mycetocyten auf (Fig. 60). Ob sie sich dabei mitotisch teilen oder amitotisch, ist nicht ganz sicher. Sell konnte nie Mitosen beobachten, sondern nur amitosenähnliche Kernbilder, Šulc aber schreibt, daß sogar die Mycetocyten alter Tiere, in denen also für gewöhnlich kaum noch Teilungen zu finden, sich besonders rege mitotisch teilen.

Der Vorgang deckt sich also tatsächlich mit keiner der bisherigen Schilderungen; fast jeder Autor mengte aber einige richtige Beobachtungen unter seine falschen. Das zylindrische Organ Metschnikoffs, das keiner der Nachfolger wollte gelten lassen, besteht zu Recht und stellt in Wirklichkeit die Mycetomanlage dar, die Verschmelzung desselben mit dem Follikel war auch richtig gesehen, dann aber wieder der künftige Pseudovitellus irrigerweise als eine Wucherung des Follikels angesehen worden. Stevens hatte ganz richtig die Öffnung im Follikel gefunden und die Mycetocyten der Imago als Materialquelle für die Embryonen erkannt, aber alle anderen Einrichtungen nicht berücksichtigt usw.

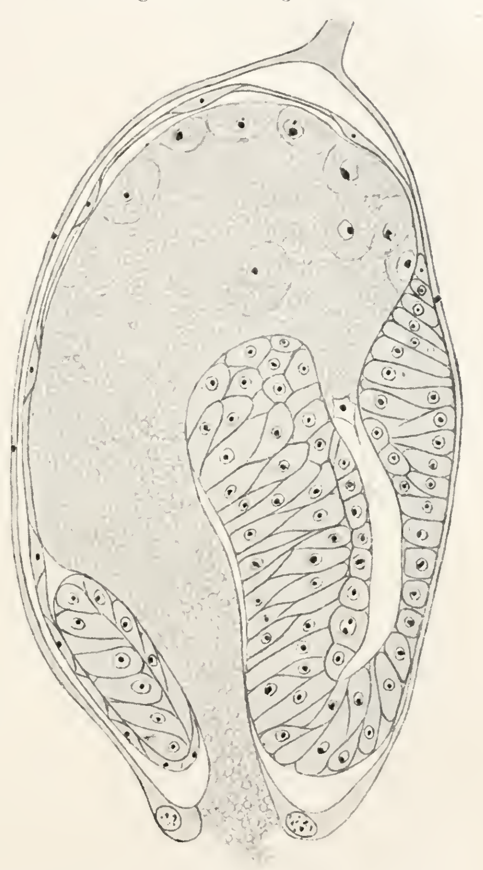


Fig. 60. Parthenogenetisch erzeugter Aphidenembryo (Aphis sambuci) nach Invagination des Keimstreifs mit noch fortdauernder Infektion. Nach Originalzeichnung von Sell.

Mit einigen Worten müssen wir noch auf den weiteren Verlauf der Entwicklung zu sprechen kommen. Witlaczil nahm, wie wir sahen, an, daß die Invagination des Keimstreifs neben der Einwucherung des Pseudovitellus vor sich geht, Will stellt das dahin richtig, daß tatsächlich die Invagination rund um den Pseudovitellusstiel vor sich geht, so daß man auf einem Querschnitt konzentrisch angeordnet einen kleinen Kreis pilzhaltiges Plasma, dann einen Epithelring des Keimstreifs und dann einen solchen des Blastoderms erhält. Sell hat diese Auffassung nur bestätigt. Wenn später, nachdem Amnion und Serosa sich differenziert und der beträchtlich in die Länge auswachsende Keimstreif zu Knickungen gezwungen wurde, dieser an der Einstülpungsstelle mit dem Amnion verwächst,

wird eine weitere Zufuhr von Pilzen, die sich immerhin über eine beträchtliche Zeit erstreckt, unmöglich gemacht.

Die Art wie das Mycetom seine definitive Lage und Gestalt bekommt, bietet wenig Interessantes mehr. Auf späteren Stadien nimmt es eine mediane Lage in der Dorsalregion des Abdomens ein, wobei die Geschlechtsdrüsen über dasselbe zu liegen kommen; alsbald tritt dann eine vorne und hinten einsetzende Einschnürung auf, die immer tiefer wird und schließlich nach Witlaczil zu einer vollständigen Durchtrennung führt, um erst sekundär durch eine erneute Verschmelzung über dem Enddarm wieder aufgehoben zu werden.

Wie erklärt sich nun die weitgehende Verschiedenheit der Übertragungseinrichtung bei Sommer- und Herbstgenerationen? Mit der parthenogenetischen Entwicklung an sich und auch mit der Viviparität allein kann sie nicht zusammenhängen, denn wir werden später hören, daß es auch unter den Cocciden zahlreiche Formen gibt, die beides vereinen und bei denen die entsprechenden Eier doch ganz in der gleichen Weise vor der Embryonalentwicklung infiziert werden, wie die befruchtungsbedürftigen Wintereier. Vergleichen wir aber die beiden Eitypen miteinander, so geben sie uns den Schlüssel zur Erklärung. Das Coccidenei ist zu Beginn seiner Entwicklung von dem Winterei nicht zu unterscheiden, es hat vorher die gleiche Größe und die gleiche Dotterfülle erreicht; das Aphidenei aber verzichtet auf jegliche Dotterspeicherung, macht auch nur eine verschwindend kleine Wachstumsperiode durch, bevor es sich zu furchen anfängt. Während der Embryonalentwicklung aber wächst es im Gegensatz zum Schildlausembryo ständig heran, wird also von der umspülenden Lymphe aus ernährt. Haben wir schon allen Grund, in der Viviparität überhaupt einen abgeleiteten Zustand zu sehen, so gilt dies noch viel mehr angesichts der bei den Aphiden erreichten Verhältnisse. Angesichts dieser Erkenntnis müssen wir nun auch prüfen, ob jenes eigenartige vorausschauende Bereithalten eines Wohnsitzes für zu erwartende Gäste sich nicht auch durch diese sekundären Anpassungen erklärt. Tatsächlich wird unter diesem Gesichtswinkel plötzlich alles klar. Das Aphidenei fängt verfrüht an, sich zu entwickeln, die Infektion aber hält sich an den seit langem gewohnten und ererbten Zeitpunkt, so daß die Pilze nicht mehr auf ein Ei, sondern einen Embryo treffen. Andererseits aber erinnert sich dieser an die gestaltenden Veränderungen in seinem Inneren, die in dem ursprünglichen, infizierten Zustand im Zusammenhang mit der Anwesenheit der Symbionten abliefen und benimmt sich tat-

sächlich genau so, wie wenn diese bereits in ihm wären. Vergleichen wir doch einmal die Entwicklung der beiden Eisorten daraufhin! Das dotterreiche, infizierte Ei konnte am hinteren Pol kein Blastoderm bilden, weil hier die Pilzmasse lag, das pilzfreie unterläßt die Bildung, obwohl nichts mehr daran hindert; die angrenzenden Blastodermzellen dringen dort nach einiger Zeit in die Pilze ein und bilden ein pfropfartiges Syncytium, hier geschieht das gleiche mit dem „zylindrischen Organ“, d. h. die entsprechenden Blastodermzellen bilden ein ähnlich gestaltetes und sich ebenso lagerndes Syncytium, obwohl noch keine Pilzmasse aufzuteilen ist.[1] Nun erst setzt die Infektion ein; daß das Syncytium einen Fortsatz zwischen die Follikelzellen zur Oberfläche schickt, ist vielleicht auch keine völlige Neuerwerbung. Ich erinnere an die ringförmig sich vorwölbende, als Einfallspforte dienende Zone am befruchtungsbedürftigen Ei; jedenfalls entspricht das schmale freie Ende genau dem jetzt stark zusammengeschrumpften hintersten Eiabschnitt, der sonst von den Pilzen durchbohrt wird.[2] Auch die topographischen Beziehungen der Invagination zu der zentralen Pilzmasse sind in beiden Fällen völlig die gleichen. Die Unterschiede, die auf den ersten Blick bei beiden Prozessen so große sind, erklären sich also dadurch, daß zwei Erscheinungskomplexe, die sonst Hand in Hand arbeiten, bei Einführung eines neuen Faktors jeweils für sich an dem ererbten Rhythmus festhalten; von besonderem allgemeinen Interesse aber ist dabei, zu sehen, wie die Engramme, die bestimmte Embryonalzellen durch die ja auch erst sekundär von den Aphiden erworbenen Symbionten (s. Kapitel 6f) erhalten haben, auch weiterwirken, wenn die das Zellgeschehen vordem unmittelbar beeinflussenden Pilze seit unendlich vielen Sommergenerationen nicht mehr vorhanden sind, in der Wintergeneration aber immer wieder aufgefrischt werden! Die Erscheinung läßt sich also zum Teil dem Umstand vergleichen, daß die sekundär dotterarmen Säugetiereier sich trotzdem noch so entwickeln, wie es der einstige Dotterreichtum bedingte.

---

1) Vorher fällt bei der viviparen Generation noch die Ausscheidung des Geschlechtszellmaterials; entsprechendes ist aus der Wintereientwicklung bis jetzt nicht bekannt. Ich bin aber fest überzeugt, daß wir daraus auf einen entsprechenden Vorgang in diesen schließen müssen, wie er ja auch von anderen Insekten bekannt ist. Vergleiche hierzu vor allem die Cocciden!

2) Eine ringförmige Empfangszone ist für das Winterei, zu dem die Pilze frei von der Lymphe getragen werden, höchst zweckmäßig, bei der Embryoneninfektion, die von einseitig gelagerten, ganzen Mycetocyten gespeist wird, aber zwecklos.

Die Einrichtungen des Embryos, die auf den ersten Blick etwas Teleologisches an sich hatten, klären sich, wie man sieht, durch eine eingehendere Analyse der Vorgänge sehr wohl auf. Dabei hat sich aber unerwarteterweise auch noch ein weiteres Resultat eingestellt: wir können die Dinge nur verstehen, wenn wir auf dem Standpunkt stehen, daß die Aphiden, als sie ihre Symbionten erwarben, hinsichtlich der Viviparität zum mindesten an der Stelle standen, wo heute die Schildläuse standen, daß die verfrühte Embryonalentwicklung und damit die Möglichkeit, so ungeheure Vermehrungsziffern zu erreichen, aber erst erworben wurden, als sie bereits ein symbiontisches Verhältnis eingegangen hatten.

Wir können das Kapitel über die Aphidensymbionten nicht schließen, ohne auf Befunde Krassilstschiks (1889) einzugehen, die dahin lauten, daß neben den Bewohnern des Pseudovitellus, die er ja noch nicht als Symbionten kannte, bei einer großen Anzahl Formen (Lachnus juglandis, Aphis mali, Aphis tiliae, Pemphigus u. a.) stets noch unzweifelhafte Bakterien sich in einer engbegrenzten Zone finden, nämlich zwischen dem Pseudovitellus und der darüberliegenden dorsalen Fettzellschicht. Nie treten sie nach ihm in eine der beiden Zellsorten selbst über. Die Form der Bakterien ist verschieden bei den einzelnen Arten, innerhalb derselben aber konstant. So messen sie bei Lachnus juglandis 10 μ in der Länge, 1,5 μ in der Breite, bei Aphis tiliae 1,5 μ in der Länge, 0,3—0,5 μ in der Breite. Sehr groß sind sie bei Pemphigus: 2 μ breit und 4—10 μ lang. Bei Aphis platanoides (?) fand sich im Körper nichts, dagegen war der Darm, der bei allen anderen Tieren völlig frei sein soll, vollgestopft von einem äußerst kleinen Bakterium. Krassilstschik konnte sich weiterhin davon überzeugen, daß es sich nicht etwa um frische Infektionen, etwa vom Darm her, handelte, denn er fand bereits sämtliche Embryonen im Mutterleib auf frühen Stadien damit behaftet, wo die Bakterien in der künftigen Rückengegend und unter der Serosa eine zusammenhängende Schichte üppig wuchernder Fäden bildeten, die sich später in Stäbchen aufteilten. Bei der Art, die die Bakterien im Darm enthielt, war auch der Darm sämtlicher Embryonen damit erfüllt. Er nennt sie „Biophyten“ und will damit ausdrücken, daß offenbar den Wirtstieren nützliche Symbionten vorliegen. Eine Schädigung war niemals zu erkennen; wenn er bei einigen Arten die Gebilde nicht fand, so glaubt er dies durch ihre Kleinheit erklären zu dürfen. Es sei bereits hier angefügt, daß er (1893) mitteilt, daß auch in den „Pseudovitellus-

zellen“ von Aspidiotus, also einer Coccide, solche Bakterien zu finden sind.

Peklo bestätigte (1912) die auf Aphis platanoides bezüglichen Angaben restlos. Die Bakterien liegen ganz regelmäßig in dem sogenannten Chylusmagen und lassen sich nach seinen Erfahrungen in Bouillon mit 6 % Saccharose unschwer kultivieren. Daß es sich hierbei um eine identische Form handelt, wird ihm durch charakteristische Involutionsformen, die sich auch in älteren Läusen finden, zur Gewißheit. Damit gewinnen aber auch die übrigen Angaben Krassilstschiks an Glaubwürdigkeit. Der Gedanke, daß dann zwei verschiedene Organismen in einem Tier leben würden, darf uns nicht abschrecken, denn wir werden bei Blattflöhen und Zikaden derartiges tatsächlich verwirklicht sehen, und es ist an sich sogar denkbar, daß zwei Mikroorganismen dadurch, daß sie in Korrelation zueinander treten, in besonderer Weise nützlich werden können. Es würde sich, wenn die Angaben sich bestätigten, in den Bakterien offenbar nicht um intrazellulare Symbionten handeln, sondern um zwischen den Zellen in der Lymphe bzw. im Darmlumen lebende, aber ein derartiger Unterschied wäre ja nur ein ganz sekundärer, und wir sind mehrfach genötigt, in dieser Richtung den Rahmen des Titels ein wenig zu überschreiten. Auch hier müssen wir erneute Untersuchungen fordern, die unter anderem auch festzustellen hätten, ob die Übertragung auf die Embryonen bei viviparen Müttern unter Infiltration des Gewebes vor sich geht oder ob der Weg der Eiinfektion dabei eingeschlagen wird, der natürlich bei der oviparen Generation neben einer Neuinfektion durch Mund oder After der einzig gangbare wäre.[1]

---

1) Auch hier sind nach der Niederschrift dieser Zeilen noch wichtige Beobachtungen Peklos (1916) nachzutragen. Auch er findet in der Blattlaus regelmäßig ein stäbchenförmiges Bakterium, das mit den stabförmigen Zuständen des typischen Mycetocytenbewohners nicht verwechselt werden kann. Er zog eine Anzahl solcher Bakterienstämme in künstlichen Kulturen, die, wenn auch ihre Identifikation mit diesem Symbionten nicht leicht fiel, doch jedenfalls aus dem Innern der Tiere stammten. Ein solcher Stamm wurde auf Fleischbouillon mit Zusatz von Phloridzin, einem in der Rinde des Birnbaumes, also dem Nährboden des Wirtes vorhandenen Glykosid gezogen. Interessanterweise färbte sich die Nährflüssigkeit prachtvoll rot, nahezu blutrot und der Farbton war ein ganz ähnlicher, wie ihn der Saft der zerdrückten Blattlaus aufweist. Es ist demnach sehr wohl möglich, daß dessen Färbung durch Symbiontentätigkeit unter Zuhilfenahme des Phloridzins entsteht. Über den Sitz dieses zweiten Symbionten kann ich nach den mir vorliegenden Aufzeichnungen nicht ins klare kommen. Peklo spricht

b) Chermiden

Die Tatsachen der vergleichenden Anatomie veranlassen eine Reihe von Zoologen, die Gruppe der Chermiden, die vor allem die Gattungen Chermes und Phylloxera enthält, von den Aphiden, mit denen man sie zumeist vereinigt, zu trennen. Was wir über die Symbionten von Chermes und Phylloxera wissen, spricht lebhaft für die Berechtigung eines solchen Verfahrens. Zunächst erhoben sich überhaupt Stimmen, daß Phylloxera (quercus) des Pseudovitellus ganz entbehre. Witlaczil sprach sich dahin aus; Krassilstschik teilte aber dann 1892 mit, daß die Wurzel-Phylloxera einen solchen besitze und zwar in Form sehr großer gelblich gefärbter Zellen mit stattlichen Kernen. Er bildet aber hier kein zusammenhängendes Organ, Mycetom, sondern ist in einzelne Zellen aufgelöst, die in Gruppen zu zwei bis vier zusammenhängend im Fettgewebe zerstreut sind. Bald darauf ergänzte er dies dahin, daß der Pseudovitellus doch unverkennbar zusammenhinge. Wenn er als Stütze für seine Auffassung ein merkwürdiges, in das Hinterende des Eies hineinragendes Knöpfchen anführt, das der polaren grünen Masse bei den Aphiden entsprechen sollte, so ist er damit jedoch im Irrtum; denn jener Apparat ist rein chitinöser Natur und mit der ähnlichen Bildung, die unsere Abbildungen der sich infizierenden Aphideneier aufweisen, zu homologisieren. Sie bleibt beim Ausschlüpfen mit der Eischale zurück (vgl. Dreyfuß (1894) und Grassi: 1912). Da sich ein vorzüglicher Phylloxerakenner, wie Dreyfuß (1894), überhaupt gegenüber den Angaben Krassilstschiks sehr zurückhaltend verhält und zudem Henneguy (1904) den Pseudovitellus der Phylloxera wieder gänzlich in Abrede stellt, so habe ich mich auch in meiner Zusammenfassung (1912) dahin ausgesprochen, daß er hier offenbar fehlt. Portier (1918) verfiel in den gleichen Fehler, so daß die Erklärung, die sich ihm sogleich für diese Ausnahme bietet, hinfällig ist.

Tatsächlich ist dies aber nicht der Fall. Sulc hat zuerst Chermiden genauer untersucht, und in jungen Gallenläusen von Chermes strobilobius Kalt. und Chermes abietis L. Pilze gefunden. Ob sie in zusammenhängenden Organen oder zerstreuten Mycetocyten sitzen, geht aus seinen Angaben nicht sicher hervor, wie

---

nur davon, daß er sich in den Eiern finde. Aus seinen übrigen Angaben über die Eier muß ich aber schließen, daß er die großen, eiähnlichen Mycetocyten dafür gehalten hat. Auf die Frage einer Farbstoffbildung im Zusammenhang mit Symbionten werden wir später nochmals zurückkommen.

ja überhaupt diese beiden Zustände hier leicht ineinander übergehen können. Er nimmt beide ziemlich verschieden aussehende Symbionten für die Gattung Schizosaccharomyces in Anspruch, ob mit Recht, bleibe vorläufig dahingestellt, ich möchte sie eher für Bakterien halten. Ich habe beide Organismen auch selbst untersucht. Fig. 61 gibt die von Chermes strobilobii wieder, es sind Gebilde, etwa wie Kümmelsamen gestaltet, an beiden Enden spitz auslaufend, die sich, wie schon Sulc sah, durch Querteilung fortpflanzen; bereits geteilt, hängen sie noch mit der Spitze etwas zusammen, klappen nun merkwürdig aufeinander zu und legen sich schließlich parallel zueinander. Dieser Vorgang scheint sich oft wiederholen zu können, denn ich finde sehr häufig ganze Bündel solcher Pilze faßförmig miteinander verklebt. Ich vermute, daß dieses Zusammenhalten durch Ausscheidung einer schleimigen



Fig. 61. Symbionten von Chermes strobilobii. Original.

Substanz ermöglicht wird, wie dies bei Coccidensymbionten uns sogleich in viel deutlicherem Maße begegnen wird. Die andere Form, aus Chermes abietis entnommen (meine Exemplare waren an der Rinde und den Nadeln der Lärche lebende Zustände) steht der aus Chermes strobilobii sehr nahe, ist aber gestaltlich ziemlich verschieden. Zumeist sind es gedrungene, stumpf endende Schläuche, etwa drei- bis fünfmal so lang als dick, die hier die Mycetocyten dicht durchflechten, seltener werden sie länger. Auch sie teilen sich nur quer, Knospung kam mir hier wie dort nie zu Gesicht. Nach der Zerschnürung der Zelle folgt hier das gleiche Umklappen wie dort, so daß zwei, drei, vier und mehr von den kurzen Würsten parallel zueinander liegen. Bei diesem Umbiegen vermag man oft eine hautartige Verbindung zwischen beiden Komponenten sich ausspannen zu sehen, vermutlich jede schleimige Hülle. Hier und da liegen kleinere, kugelige Verbände, scharf umschrieben, in den Mycetocyten, wie einen solchen auch unsere Abbildung 62 zeigt, und erinnern an Ähnliches bei gewissen Schildlaussymbionten. Ohne daß ich die Erscheinung zu deuten vermag, sei endlich gedacht, daß mir hier und da solche runde Ballen begegneten, die einen viel längeren, sich mannigfach windenden und ungleich dick-

wandigeren Schlauch (oder mehrere solche?) enthielten, Gebilde. die offenbar mit dem eigenartigen Pilz identisch sind, den ich einmal aus einer Mycetocyte isolierte und der sich durch seine knotigen Anschwellungen auszeichnete (Fig. 62 rechts).



Fig. 62. Symbionten von Chermes abietis. Original.

Wie die Chermesarten, so haben nun auch die Phylloxeraarten ihre Symbionten. Grassi bildet in seiner großen Phylloxera-Monographie (1912) mehrfach den Pseudovitellus der Reblaus als lockere, stellenweise zusammenhängende Zellhaufen ab. Bei den rotgefärbten Phylloxeren rührt nach ihm die Färbung entweder vom Fett oder von dem fraglichen Organ her; wenn er an einen allmählichen Übergang von Önocyten in Pseudovitelluszellen denkt, so befindet er sich sicher im Irrtum. Eine Deutung als symbiontische Bakterien findet er sympathisch, ohne dabei jedoch der Arbeiten von Pierantoni und Sulc Erwähnung zu tun. Ich habe die isolierten Symbionten von Phylloxera quercus im Leben studiert und dabei sehr kleine schlanke, bakterienartige Stäbchen vorgefunden, die dadurch ein sehr charakteristisches Bild boten, daß scharf gegeneinander abgesetzte quere Zonen einer helleren und einer dichteren Substanz sich ablösten; im einzelnen war deren Verteilung, wie der Fig. 63 zu entnehmen ist, sehr wechselnd, die helle Zone teilte bald zwei gleichgroße, bald zwei sehr ungleich große Stücke ab, oft traten zwei, seltener drei helle Bänder auf; ein einziges Mal begegnete mir eine seitliche Sprossung. Die quere Aufteilung in mehrere Stücke dürfte mit der Vermehrung in Zusammenhang gebracht werden.



Fig. 63. Symbionten von Phylloxera quercus. Original.

Über die Infektion liegen bisher nur negative Angaben Henneguys vor, der (1904) sich dahin äußerte, daß die polare Pseudovitellusmasse im Ei ebenfalls fehle. Ich konnte mich jedoch an Schnitten davon überzeugen, daß sie bei Chermes abietis sich am hinteren Pole in ganz ähnlicher Weise findet, wie bei den Aphiden. Nähere Untersuchungen aber stehen hier noch aus; wie überhaupt die Symbionten bei den Chermiden noch genauer zu studieren sind. Hier umfaßt bekanntlich eine Spezies die verschiedensten biologischen Zustände und es wäre denkbar, daß sich die Unterschiede im Stoffwechsel bei wurzel- und blattsaugenden oder bald auf der Lärche, bald auf der Fichte lebenden Individuen auch in der Gestalt der Symbionten ausprägen. Wenn das nicht der Fall ist, hätten wir in den Fällen, wo die Zusammengehörigkeit der Generationen noch eine umstrittene ist, ein vorzügliches Kriterium für dieselbe in der Gestalt der Pilze, die gerade hier offenbar von Art zu Art eine recht spezifische ist. Bereits Sulc hat auf eine solche Möglichkeit aufmerksam gemacht. Peklo ist es übrigens gelungen (1916), auch die Symbionten von Phylloxera vastatrix in Reinkulturen zu züchten.

c) Cocciden

Bei den Schildläusen geht die Geschichte der Symbiose noch etwas weiter zurück als bei den Blattläusen, wenn auch zunächst immer nur Lecaniinen dabei in Betracht kommen. Die Gruppe der Cocciden ist ungleich reicher gegliedert wie die der Aphiden, die im Vergleich zu ihr geradezu als monoton bezeichnet werden kann, und die Symbioseeinrichtungen, die auch hier bei allen Vertretern getroffen werden, sind entsprechend mannigfach. Das ist der Grund, weshalb ich die Coeciden hier an dritter Stelle bringe, obwohl in einer Gruppe derselben, eben der der Lecaniinen, die Verhältnisse unter allen homopteren Hemipteren am ursprünglichsten liegen.

Leydig berichtet 1854 in seinen Beiträgen zur Anatomie von Coccus hesperidum (= Lecanium hesperidum) anhangsweise, daß er in der Leibeshöhle fast aller erwachsener Individuen eigentümliche Körperchen in größter Menge fand, die ihn durchaus an Pseudonavizellen erinnerten. Es sind spindelförmige, scharf umrissene Gebilde von 4 μ Länge, die nie in Zellen eingeschlossen sind. Mit der ihm eigenen Genauigkeit schildert er ihre Vermehrung, die unter dem Bild einer terminalen Knospenbildung

abläuft. Metschnikoff erweiterte dann (1866) unsere Kenntnis, indem er einiges über pseudovitellusartige Bildungen während der Entwicklung von Aspidiotus nerii brachte. Die Amnion und Keimstreif erzeugende Einstülpung des Blastoderms schiebt Zellen mit anfangs farblosem, granuliertem Inhalt mit in die Tiefe, die alsbald sich bräunen, dann aber sich nicht zu einem geschlossenen Organ weiterentwickeln, sondern sich völlig zerstreuen, eine rückschreitende Metamorphose erfahren, infolge deren sie sich schließlich ganz auflösen. Daß zwischen diesen — tatsächlich nicht zugrundegehenden — Zellen und den „Pseudonavizellen" des erwachsenen Tieres ein Zusammenhang besteht, ahnte er jedoch noch nicht.

Die Deutung der frei in der Leibeshöhle flottierenden Körperchen blieb lange eine unsicher schwankende. Leydig (1860) identifizierte sie später mit einem von Lebert als Erreger der Seidenraupenkrankheit beschriebenen Pachistophyton ovatum, Lebert und Naegeli hielten dafür, daß es sich um eine einzellige Alge handle, Leydig vergleicht die Form mit psorospermähnlichen Gebilden. Balbiani stellt sie (1887) zu den Microsporidien, Labbé (1899) im Tierreich unter die Sporozoa incerta.

Inzwischen hatte Putnam (1877), der sich mit Leydigs Deutung wenig befreunden kann, weitere wichtige Feststellungen gemacht. Die in Pulvinaria innumerabilis bald ovalen, bald mehr tränenförmigen Einschlüsse erscheinen, wenn die Nährzellkrone, die den Eiröhren aufsitzt, erschöpft ist und degeneriert, zum Teil in dieser, weiterhin aber auch unter dem Chorion, zwischen diesem und dem Dotter, oft fünf bis zwanzig an der Zahl. Damit war, ohne daß Putnam sich darüber klar werden konnte, ein wesentlicher Teil des Übertragungsvorganges beobachtet, der sich bei diesen Tieren an dem vorderen Eipol abspielt. Es häufen sich nun die Befunde über ähnliche Vorkommnisse. Neu studiert wurde das Leydigsche Objekt von Moniez (1887). Er fand die Organismen im Blut aller Individuen zu allen Alterszeiten; sie haben nichts zu tun mit den Seidenraupenparasiten und ebensowenig mit Mikrosporidien. Form und Knospungsweise werden ziemlich genau beschrieben, angeblich auch Sporenbildung beobachtet („Lecaniascus polymorphus").

Das Verdienst P. Lindners (1895) war es, endlich den Symbionten den richtigen Platz im System eingeräumt zu haben, wenn er sie für Hefepilze erklärte. Die Formen derselben, die ihm in

einer Schildlaus, die er für Aspidiotus nerii hielt, nach Lindinger aber eine Lecaniumart darstellt, begegneten, stehen nach ihm dem Saccharomyces apiculatus sehr nahe; er bezeichnete sie als var. parasiticus. Auch konnte er nun feststellen, daß die Hefepilze bereits in die Eizelle verpflanzt werden und zwar bei seiner Form nicht wie bei dem Objekte Putnams am vorderen, sondern am hinteren Pol. Tatsächlich sind, wie wir sehen werden, beide Typen vertreten. Versuche, die Hefe zu züchten, schlugen allemal fehl.[1]

In der Folge mehren sich nun die Mitteilungen über solche Symbionten noch; Königsberger und Zimmermann beschreiben sie an mir nicht zugänglicher Stelle von Lecanium viride (1901). Berlese fand sie (1905) bei Ceroplastes rusci und bringt künstliche Kulturen von ihnen zustande. Seine „Oospora saccardiana" ist dem Saccharomyces apiculatus recht ähnlich, länglich oval bis zitronenförmig und bildet auf künstlichen Nährböden Mycelien, die im Tiere nie vorkommen, ähnlich wie dies Escherich an den Anobien bewohnenden Hefen erfuhr. 1906 konnte Sulç bei Kermes quercus und bei Physokermes abietis wieder etwas anders gestaltete Hefen finden, die, wie Vejdovsky in einer Anmerkung zu der Sulçschen Arbeit betont, nicht nur frei in der Lymphe flottieren, sondern sich auch in den Fettzellen des Wirtes aufhalten. Stehlik begegneten in Pulvinaria ribesiae (ebenfalls laut einer Mitteilung Vejdovskys) viel kleinere Organismen in Massen. Ohne die bisherige Literatur zu berücksichtigen, berichten endlich A. Conte und L. Faucheron (1907) über Hefen im Fettkörper einer Reihe von Lecanienarten (Lec. hemisphaericum, oleae, hesperidum) und von Pulvinaria floccifera und sprechen sich für eine Symbiose von unbekannter Bedeutung aus. Sie fanden auch die Putnamschen Bilder wieder und deuten sie nun richtig als Infektionsstadien, zumal sie auch die Hefen gelegentlich nicht nur zwischen Chorion und Ei, sondern inmitten des Dotters finden. Auch ihnen gelingt es, die Pilze von Lecanium hemisphaericum auf verschiedenen Böden zu züchten; Bouillon-Gelatine, Kartoffeln, Karotten, Pflaumensaft werden dazu verwendet und nach wenigen Tagen erhalten sie reichlich florierende Kulturen, insbesondere auf Karotten. Sporu-

1) Lindner „beanstandet" (Wochenschrift für Brauerei, 29. Jahrgang, 1912), daß ich in meiner ersten Symbiontenstudie nicht näher auf seine Untersuchungen eingegangen bin, obwohl ich das Verdienst derselben deutlich hervorgehoben habe. Ich hätte mitteilen sollen, daß er gerade bei den „fetten" Läusen am meisten Hefen gefunden habe, was ein Beweis für die Nützlichkeit sei.

lation wurde weder von ihnen noch sonst von einem Autor, der sich sorgfältig mit den Symbionten beschäftigt hat, innerhalb des Wirtes beobachtet und wir sind genötigt, die vereinzelte Angabe Moniezs als irrtümlich auszuscheiden. Von Wichtigkeit ist noch, daß in den Kulturen die Hefen wesentlich kleiner wurden und daß sie nach fünf Monaten sich mittels einer dicken Membran encystierten, wobei sie einen ganz ähnlichen Anblick boten, wie die Hefen, die man aus toten Lecanien herauszupfte.

Die Symbiose der Lecaniinen mit Hefepilzen ist also schon ziemlich lange und gut bekannt, aber man hat ihr ähnlich wie der der Anobien mit Saccharomyceten wenig Beachtung geschenkt, weil sie gar zu vereinzelt dastand. Die Verhältnisse bei den übrigen Schildläusen, die nicht ganz so leicht zugänglich waren wie die bei den Lecaniinen, blieben verborgen, bis Pierantoni und Sulc sich ihnen widmeten. Das wenige, was auch hier schon vorher bekannt, aber unverstanden war, soll bei der folgenden, die einzelnen Gruppen gesondert behandelnden Darstellung einbezogen werden. Die Reihenfolge derselben ist eine praktische, nicht eine der mutmaßlichen Phylogenie entsprechende. Während ich 1912 nur die Lecaniinen in den Bereich meiner Studien zog, habe ich in letzter Zeit mich auch den anderen Abteilungen zugewandt und die Überzeugung gewonnen, daß hier noch viel interessante Detailarbeit zu leisten ist. Meine hierbei gewonnenen Erfahrungen werden hier zum erstenmal verwertet. Schon Pierantonis Studien und die von Sulc ließen den Schluß zu, daß jede Unterabteilung ganz selbständig ihre spezifischen symbiontischen Einrichtungen entfaltet hat. Im folgenden sei zunächst eine Liste der bisher untersuchten Arten in ihrer Verteilung auf die einzelnen Unterabteilungen gegeben.[1]

1. Asterolecaniinae

—

2. Coccinae (Dactylopiinae Aut.)

Pseudococcus citri Risso (Berlese, Pierantoni, Buchner), Pseudococcus adonidum L. (Dact. longispinus) (Berlese, Buchner), Pseudococcus farinosus de Geer (Sulc), Pseudococcus nipae Masc.

1) Die Einteilung und Benennung erfolgt nach L. Lindingers Buch „Die Schildläuse“ (1912), das mir vorzügliche Dienste getan hat. Ich danke dem Autor auch an dieser Stelle für die freundliche Bereitwilligkeit, mit der er die Bestimmung einer Anzahl Schildläuse unternahm.

(Buchner), Cryptococcus fagi (Buchner), Phenacoccus aceris (Buchner), Phenacoccus piceae (Buchner).

3. Dactylopiinae

Coccus cacti (Pierantoni).

4. Diaspinae

a) Aspidioti: Aspidiotus ostreiformis (Sulç), Aspidiotus nerii (Metschnikoff), Aspidiotus lataniae Sign. (Buchner), Aspidiotus cyanophylli Comst. (Buchner), Aspidiotus palmae Morg. (Buchner), Chrysomphalus dictyospermi Morg. (Buchner).
b) Diaspides: Lepidosaphes ulmi (= Mytilaspis pomorum) (Sulç), Pinnaspis pandani Comst. (Buchner), Howardia biclavis Comst. (?) (Buchner), Pseudoparlatorea parlatoreoides Comst. (Buchner).
c) Parlatoreae: —

5. Hemicoccinae

Kermes quercus L. (Sulç).

6. Lecaniinae

Lecanium hesperidum (Leydig, Moniez, Conte und Faucheron, Buchner), Lec. corni (Buchner), Lec. viride (Königsberger und Zimmermann), Lec. hemisphaericum Targ. (Conte und Faucheron, Emeis, Buchner), Lec. oleae (Conte und Faucheron), Lec. tesselatum Sign. (Buchner), Lec. longulum Douglas (Buchner), Lec. spec.? (Lindner), Pulvinaria psidii Mask. (Buchner), Pulv. innumerabilis (Putnam), Pulv. floccifera (Conte und Faucheron), Ceroplastes rusci (Berlese), Physokermes abietis Sign. (Sulç, Buchner).

7. Margarodinae

—

8. Monophlebinae

Icerya purchasi (Pierantoni).

9. Ortheziinae

Spezies nicht bezeichnet (Sulç), Orthezia insignis (Buchner).

Was zunächst die Lecaniinen betrifft, so hatten die früheren Untersucher wohl eine Anzahl Daten über das Vorkommen gesammelt und die Infektionsweise beobachtet, in mancher Hinsicht bedurften

und bedürfen ihre Angaben aber noch einer weiteren Ausarbeitung. Ich habe eine weitere, größere Anzahl von Arten herangezogen und ihre Hefen hinsichtlich ihrer Gestalt, ihrer Einschlüsse und ihrer Knospungsweise verglichen, um mir ein Bild davon zu machen, inwieweit die einzelnen Arten voneinander unterscheidbare Saccharomyceten enthielten. Diese Tiere sind für eine solche Untersuchung besonders günstig, da ja die Symbionten zu einem großen Teil frei in der Leibeshöhle schwimmen, ihre Gestalt also ungehindert entfalten können und, wenn man ein Tier mit Nadeln zerzupft, das ganze Gesichtsfeld zu überschwemmen pflegen. Das Resultat war, daß einmal, was schon die nicht geringen bisherigen Beobachtungen ergaben, bei allen Lecaniinen tatsächlich der gleiche Typus der Symbiose vorliegt und ferner, daß im allgemeinen eine jede Art eine eigene symbiontische Hefe führt, die sich, wenn man sich in ihre Eigentümlichkeiten ein wenig hineinversenkt, von den in anderen Arten lebenden unterscheiden läßt. Auf den beiden angefügten Tafeln sind eine Reihe solcher Formen wiedergegeben. Bei der Beurteilung der Unterschiede darf man sich natürlich nicht an eine einzelne, herausgegriffene Hefezelle halten, sondern den Typus im Auge behalten, der erst nach der Durchmusterung einer größeren Anzahl vor uns ersteht. Faktoren, nach denen sich dann die Formen unterscheiden, sind Durchschnittsgröße, Gestalt, Plasmaeinschlüsse und Knospungsweise. Die Hefe von Lecanium tesselatum Sign. (Taf. 1, 5) z. B. gehört zu den kleinsten, wenn sie auch im Vergleich zu denen der Anobien noch ziemlich stattlich sind, die von einer nicht sicher zu bestimmenden Lecanium spec. (Taf. 1, 1) zu den größten von mir angetroffenen. Das Spezifische der Gestalt ist leichter den Abbildungen zu entnehmen, als in Worte zu kleiden. Da sind Arten, deren Symbionten schlank zigarrenförmig und an den Enden ziemlich plötzlich zugespitzt oder abgerundet sind, wie bei Lecanium corni (Taf. 1, 3), andere, deren Hefen schlank zitronenförmig erscheinen, wie Pulvinaria psidii (Taf. 1, 4), oder mit Vorliebe Keulen gleichen, wie bei Physokermes abietis (Taf. 2, 3). Auffallend gedrungen, unverhältnismäßig breit im Verhältnis zur Länge, sind die Pilze von Lecanium longulum, die sich dadurch deutlich von allen anderen abgebildeten unterscheiden (Taf. 1, 2).

Nicht weniger als die Umrisse helfen die Einschlüsse die jeweiligen Symbionten voneinander zu unterscheiden; es sind das die in allen Hefen vorhandenen, farblosen, stark lichtbrechenden

Körnchen, die nach Kohl Eiweißkristalloide darstellen. Unter Umständen sind die Zellen überladen mit denselben, wie bei Lecanium longulum (Taf. 1, Fig. 2), und sind die einzelnen Körner von stattlicher Größe, bei Lecanium tesselatum sind sie nicht minder zahlreich, aber punktförmig. Häufig sammeln sie sich gleich kleinen Wolken in der Hefezelle, mit Vorliebe — offenbar die Knospung einleitend — an beiden Polen, wie das vielen Abbildungen, besonders schön z. B. aus Lecanium hemisphaericum (Taf. 2, 2), zu entnehmen ist, oder es sind nur einige wenige, sei es trotzdem sehr kleine oder dafür mächtig angeschwollene vorhanden.

Stets findet man einen großen Teil der frisch den Schildläusen entnommenen Symbionten in Knospung. Auch sie gewährt natürlich, schon allein entsprechend der jeweiligen der Mutterzelle eigenen Gestalt, von Fall zu Fall ein mehr oder weniger wechselndes Bild. Abgesehen davon ist der Ursprungsort der Knospe und die gleichzeitige Häufung der Knospung an der gleichen Mutterzelle als konstant zu bezeichnen.

Es gibt Läuse, deren Symbionten pflegen die terminale Knospung vorzuziehen (z. B. Physokermes abietis, Taf. 2, 3) oder ausschließlich zu wählen (Lecanium hesperidum, Taf. 1, 7); in der Regel aber kommt beides nebeneinander vor. Gewöhnlich liegt die seitliche Knospungszone wenigstens nahe den Enden der Zelle und beide Enden sind in gleicher Weise geeignet, als Ausgangspunkt eines neuen Individuums zu dienen, wie fast alle Abbildungen lehren, bei den Lecanium longulum-Bewohnern aber kann die Entstehungsstelle der Knospe bis in die Mitte der Zelle rücken, und bei denen aus Lecanium hesperidum ist die Abneigung, an beiden Polen Knospen zu treiben, so groß, daß man stets tropfen- oder birnförmige Mutterzellen trifft, die nur am verjüngten Pol Knospen tragen (Taf. 1, Fig. 7).

Durch die Häufung der Knospung kommt auch vielfach ein verschiedener Habitus zum Vorschein; entweder äußert sie sich so, daß vorne und hinten Knospen sprossen, wobei vielfach vor der Lösung der einen gegenüber ihrem Ansatzpunkt schon wieder eine angelegt wird, oder schier völlig gesetzlos bald da, bald dort junge Buckel zum Vorschein kommen wie bei Lecanium longulum (Taf. 1, Fig. 2), oder es bildet die junge Knospe schon bevor sie sich löst, eine neue, dritte, ja nicht selten diese gar schon eine vierte. Mehr als vier derartige in einer Linie liegende Knospen habe ich nie zu Gesicht bekommen. Nach meinen Erfahrungen ist es ferner

eine von vornherein ja einleuchtende Gesetzmäßigkeit, daß die Bildung solcher langer Ketten mit Enkel- und Urenkelknospen nur dort auftritt, wo die Knospung nicht nach zwei Seiten gleichzeitig einzusetzen pflegt. Deshalb begegnet sie auch bei den auf Taf. 1, Fig. 7 abgebildeten Hefen so häufig. Vertieft man sich länger in die auf den ersten Blick verwirrende Fülle der Gestalten, so kommen noch manche spezifische Charakteristika zum Vorschein. Es sei nur noch auf die Gewohnheit der Hefe der letztgenannten Figur hingewiesen, je zwei Tochterzellen durch einen kragenartig angeschwollenen Abschnitt zu sondern. Behandelt man diese Form mit Neutralrot oder färbt man die Ausstriche, dann erkennt man, wie an diesen Stellen stärker färbbare, offenbar ringförmige Versteifungen der Oberfläche in wechselnder Zahl sehr deutlich zum Vorschein kommen. Mir scheint, daß dieser Abschnitt, der zunächst schlank ist, und dann erst etwas anschwillt, so daß Spielkegeln ähnliche Figuren entstehen, die erste Anlage einer nicht terminalen, sondern eingeschalteten Knospe darstellt. Aber das sind Dinge, denen besser der mit Saccharomyceten vertraute Spezialist nachgeht.

Aus solcher unterdrückter Kettenbildung kann man leicht das Auswachsen zu vielkernigen, langen Schläuchen erklären, das bei den Symbionten der Lecaniinen nicht selten zu beobachten ist. Sulç hat solche bereits in Kermes quercus gefunden, ich selbst auch mehrfach, am schönsten in Lecanium hesperidum auf Evonymus, wo Schläuche mit 4, 5, 6, 7 Kernen zu finden sind (Taf. 1, Fig. 8). Die vielfach um die Kerne, die sich hier bei Neutralrotzusatz sehr deutlich gerötet haben, festzustellende Anschwellung erinnert dabei noch an die Knospungsbilder. Beim gleichen Objekt hat sie übrigens bereits Moniez (1887) unter den Augen gehabt, der schreibt, daß auf solche Weise das Zehn- und Mehrfache der Durchschnittslänge erreicht wird. Auch bei gewöhnlichen Hefen ist ein derartiges Verhalten keine Seltenheit.

Wir haben damit versucht, in Worte zu kleiden, was man schon rein gefühlsmäßig sofort erkennt, wenn man einen Blick auf die beiden Tafeln wirft: daß die Symbionten eines Objektes sich von denen eines anderen unterscheiden, selbst wenn es sich um Angehörige der gleichen Gattung handelt. Damit ist aber natürlich noch keineswegs gesagt, daß jede Lecaniinenart eine entsprechende eigene, erblich konstante Hefe besitzt. Nicht etwa, daß ich glaube, daß sie bald diese, bald jene Heferasse führen könnten, sondern, daß es sehr wohl möglich, ja, wie es scheint,

sogar wahrscheinlich ist, daß die dem Tiere frisch entnommenen, sich wohl unterscheidenden Stämme z. T. nur durch die Anpassung an den spezifischen Stoffwechsel der Art sich vorübergehend voneinander entfernt haben, ohne daß diese Anpassungen erblich geworden zu sein brauchen. Zu einer solchen Auffassung, die natürlich erst des experimentellen Beweises bedarf, führen mich Beobachtungen, die das oben Gesagte etwas einzuschränken zwingen. Die Möglichkeit, durch eine Reihe spezifischer Merkmale die Symbionten einer Art genau zu charakterisieren, besteht nur im allgemeinen und ist insbesondere nur dann völlig untrüglich, wenn das Wirtstier von der gleichen Wirtspflanze stammt. In solchen Fällen sind mir bis jetzt nie Fälle einer Inkonstanz vorgekommen. Wohl aber treten offenbar hier und da im Bau der Symbionten Unterschiede auf, wenn die Wirte von verschiedenen Nährpflanzen herrühren. Man vergleiche z. B. die auf Taf. 2, Fig. 1 und 2 wiedergegebenen Hefen, die beide aus Lecanium hemisphaericum stammen, von denen jedoch das eine (1) auf Psidium guajava, das andere (2) auf Aspidium martinicense lebte. Wuchs und Knospungsweise ist die gleiche, aber die lichtbrechenden Einschlüsse sind in einem Fall auf ziemlich zahlreiche und kleinere Körnchen verteilt, im anderen auf ganz wenige und ungewöhnlich große Kugeln konzentriert. Ob hierbei der spezifische Artstoffwechsel des Wirtes die Ursache ist, oder nur ein unabhängig von dem verschiedenen Milieu wirksamer Unterschied im Grade der Ernährung, kann ich nicht angeben. Oder man vergleiche Taf. 1, Fig. 6 mit Fig. 7; beide enthalten Lecanium hesperidum-Symbionten, die eine von Anthurium podophyllum, die andere von Evonymus, und doch ist der Habitus ein merklich verschiedener. Ich habe bis jetzt nicht Zeit und Gelegenheit gehabt, diesen Erscheinungen nachzugehen. Jedenfalls geht schon aus diesen ersten Beobachtungen hervor, daß die Gestalt und die Einschlüsse der Symbionten zwar in hohem Grade von Art zu Art charakteristische sind, daß aber doch auch innerhalb einer Art sich eine Beeinflußbarkeit durch wechselnde Bedingungen der Umwelt der Symbionten feststellen läßt. Damit ist natürlich auch von vornherein die Möglichkeit gegeben, daß die Differenzen, die von Art zu Art vorliegen, zum Teil auf solche Modifikationen zurückzuführen sind, ja, phylogenetisch gedacht, müssen wir dies wohl als eine Gewißheit annehmen, denn die Vorstellung, daß jede der zahlreichen Lecaniinen zufällig eine andere Hefespezies in sich aufgenommen hat, ja daß es überhaupt von

Haus aus so viele verschiedene erblich konstante wilde Hefen gab, ist nicht gut annehmbar. Dann bleiben aber nur noch zwei Möglichkeiten, die sehr wohl nebeneinander verwirklicht sein können. Entweder sind es relativ wenige verschiedene Hefen gewesen, die zu Symbionten geworden sind und diese haben sich in dem jeweils spezifischen Milieu, in das sie damit geraten sind, nach verschiedenen Seiten weiterentwickelt, oder die Acquisition der Hefen ist eine so alte, daß ein gut Teil der Artbildungen sich erst nachher innerhalb der Lecaniinen vollzog und die verschiedenen, uns heute vorliegenden Formen sich parallel der Umwandlung ihrer Wirte gewandelt haben. Die Frage ist nur, ob diese unzweifelhaften Anpassungen auch erblich geworden sind, oder ob die trennenden Merkmale noch zu schwinden vermögen, wenn die Lebensbedingungen wieder die gleichen werden; sie aber ist einer experimentellen Prüfung sehr wohl zugänglich. Da es gelingt, die Hefen außerhalb des Wirtes zu kultivieren, müßte man eine größere Anzahl morphologisch recht verschiedener Symbionten unter völlig gleichen Bedingungen züchten und ihre eventuelle teilweise morphologische und physiologische Annäherung genau verfolgen. In dieser Richtung eröffnet sich dem vererbungsgeschichtlich interessierten Gärungsphysiologen überhaupt noch ein weites Feld; denn zuvor wäre es wünschenswert, genau den Einfluß von Hunger, extremen Temperaturen, Verschiedenheit der Nahrung usw. auf die Symbionten durch den Körper des Wirtes zu studieren; eventuell wären bei spezifischen Merkmalen, die an eine bestimmte Nährpflanze gebunden erscheinen, die Nachkommen auf andere Pflanzen zu übertragen.

Ich neige dazu, anzunehmen, daß keineswegs alle Symbiontenformen von Art zu Art erblich geworden sind; anderenfalls müßte man den weiteren Schluß ziehen, daß sie auch außerhalb der Wirtstiere alle als selbständige Rassen in der Natur vorkommen. Denn es ist bei der enormen Anpassungsfähigkeit der niederen pflanzlichen Organismen in hohem Grade wahrscheinlich, daß die Symbionten unter günstigen Bedingungen den Tod des Wirtes in Form von Dauerzuständen überleben (vergl. die Angaben Conte und Faucherons!) und gegebenenfalls, etwa auf faulenden Früchten, in den Exkreten zuckersaugender Phythophtiren und dergl., zu erneuter Vermehrung wieder erwachen.

Es würde hier zu weit führen, eingehend die reichen Erfahrungen über Variabilität und Erblichkeit der Hefen zu besprechen, die Untersuchungen in der angedeuteten Richtung entgegenkämen.

Dem Saccharomycetenforscher ist ja längst die außerordentliche Plastizität dieser Organismen bekannt; in hohem Grade beeinflussen äußere Faktoren die Gestalt. „Alle möglichen äußeren Umstände bringen Änderungen hervor, die, weil sie bald wieder vergehen, keinesfalls als Rassenmerkmale bezeichnet werden dürfen" (Kohl). Um nur einige Beispiele anzuführen, so hat Beijerinck (1908) gefunden, daß der Saccharomyces muciparus sich in alten Gelatinekulturen regelmäßig in zwei verschiedene Formen spaltet, eine Form mit runden und elliptischen Zellen, die der ursprünglichen Hefe gleichen, und eine Mycelfäden bildende, die sich, so weit sie sich auch morphologisch entfernen, physiologisch doch recht nahe stehen. Nach Schönfeld und Rossmann (1909) sind die Art der Sprossung, die Auftriebserscheinungen und das Verhalten gegen Melitinose bei nicht ausgesprochenen Auftriebhefen variabel und lassen sich durch entsprechende Behandlung anerziehen. Auch an die Erscheinung asporogener Rassen bei einer Reihe von Hefen muß erinnert werden, die uns deshalb besonders interessiert, weil ja innerhalb der Wirte Sporenbildung niemals auftritt und jedenfalls bei dem Stamm, der durch jeweilige Überwanderung in das Ei dauernd symbiontisch weiterlebt, für alle Zeiten nicht auftreten wird. Im Laboratorium entstehen solche Rassen als Mutationen plötzlich und bewähren dann ihren erblichen Charakter in der Folge. Hansen hat ferner durch Einwirkung von Temperaturen, die über den Maximaltemperaturen für die betreffenden gut sporenbildenden Rassen lagen, im steigenden Maße asporogene Rassen erzielt, von Saccharomyces pasteurianus sogar eine, die bis zu 100 % asporogen wurde und die es auch durch 16 Jahre hindurch selbst unter Bedingungen blieb, die sonst die Sporenbildung befördern. Ob allerdings wirklich damit eine erbliche Umformung ausgeführt wurde, ist nicht einwandfrei bewiesen; es ist ebensogut möglich, daß hierbei unbewußt eine Selektion schon spärlich vorhanden gewesener asporogener Hefen getrieben wurde.

Die große Labilität der Charaktere stellte zweifellos bezüglich der Anpassung an die Symbiose eine wesentliche Erleichterung dar. Sie erklärt uns die Vielgestaltigkeit, die uns in den Wirten begegnete, sei es nun, daß es sich um erbliche oder nicht erbliche Rassen handelt. Sie erschwert aber auch andererseits die auf dem Gebiet zur Klärung noch nötigen Versuche.

Die Infektion der Eier geschieht stets von der Seite her, an der die Nährzellen, von einem mit der Eizelle gemeinsamen Follikel

umhüllt, durch einen als Bahn für die Sekrete dienenden faserigen Strang mit diesen verbunden sind. Die Pilze treten an dieser Stelle einzeln und nur in geringer Zahl in die Follikelzellen des hier halsartig sich verengenden Abschnittes und bleiben entweder zunächst eine Weile in ihnen liegen oder wandern alsbald durch sie hindurch in den dahinterliegenden Raum, wo sie dann neben dem Nährzellstrang zu finden sind (Fig. 64*a*, Pulvinaria psidii nach dem Leben, die Infektionsstelle in der Aufsicht gezeichnet, so daß der zentrale Strang nicht zu sehen ist). Der Zeitpunkt, an dem sie bis hierher gelangen, ist bei den einzelnen Arten ein verschiedener. Breest (1914) hat bei einer nicht näher bestimmten Lecanium-Art gesehen, daß dies bereits der Fall sein kann, wenn die Eizelle noch nicht größer ist als die Gruppe der Nährzellen, von Lecanium corni Bouché habe ich ein ähnlich frühes Erscheinen selbst beschrieben (1912), in anderen Fällen werden erst ältere Eiröhren angegangen, wann dies aber auch geschieht, die eigentliche Infektion der Eizelle geht stets etwa gleichzeitig und viel später vor sich. Erst wenn die Nährzellen nur noch als ein Rudiment dem mächtig gewachsenen Ei aufsitzen und dieses voll groben Dotters ist, setzt dieser Prozeß ein; zunächst gleiten die Pilze längs des degenerierenden Nährstranges hinab und gelangen so zwischen Follikel bzw. Chorion und Eioberfläche (Fig. 64*b*), hierauf weicht das Eiplasma terminal, eine kleine Bucht bildend, etwas zurück und nimmt in diese die Symbionten auf. Etwas später scheint die Grube wieder geschlossen und die



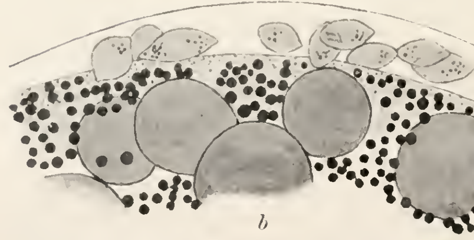


Fig. 64. Infektion des Eies von Pulvinaria psidii; *a*) Die Hefepilze zwischen Ei und Nährzellen eingedrungen, *b*) Die Hefepilze zwischen Ei und Chorion liegend. Nach dem Leben. Original.

Pilze bilden ein kleines Häufchen im Ei, das um jeden eine kleine Vakuole bildet und um die ganze Gruppe etwas dichteres, dotterfreies Plasma sammelt (nach Beobachtungen an Lecanium corni, Buchner 1912). Gleichzeitig entwickelt das Ei die erste Reifeteilung. Nicht nur die örtlichen Verhältnisse sind jedoch bei diesen Schildläusen so abweichende, sondern auch durch die Menge der infizierenden Pilze unterscheiden sie sich wesentlich von allen bisher mitgeteilten und fast allen noch mitzuteilenden Fällen. Bei Lecanium corni konnte ich etwa 15 Hefezellen feststellen, die vom Ei aufgenommen werden, bei Pulvinaria psidii (Fig. 64 *b*) sind es nur neun, während bei Blattläusen, anderen Schildläusen, Cikaden usw. die Symbionten im Ei nach Hunderten und Tausenden zählen.[1]

Den Lecaniinen sehr ähnlich verhalten sich die Hemicoccinen, die systematisch zwischen ersteren und den Coccinen stehen. Ihnen gehört nur die eine Gattung Kermes an, die sich allein auf Quercus-Arten, hier aber oft in ungeheurer Zahl findet. Sulc hat Kermes quercus L. genauer untersucht und gefunden, daß die Leibesflüssigkeit mit kleinen „Saccharomyceten" überschwemmt ist, die, stäbchenähnlich gestreckt, an einer Seite spitz, an der anderen stumpf zu enden pflegen. Manchmal verlängern sie sich, wie wir das auch bei den Lecanien trafen, schlauchförmig und enthalten dann mehrere Kerne (2—4); ob sie, wie bei diesen, auch in die Fettzellen eindringen, geht aus seiner Darstellung nicht hervor. Über die Infektionsweise ist nichts bekannt.

Die Diaspinen gehen in der Anpassung an ihre Symbionten aber bereits einen merklichen Schritt weiter, wenn sie dieselben nicht mehr in der Lymphe herumtragen, sondern nur noch intrazellular beherbergen, und zwar nicht in gewöhnlichen Fettzellen, sondern in spezifischen Mycetocyten, die kein Fett mehr aufspeichern und lediglich den Pilzen dienen. Sulc hat dies zuerst festgestellt (1912). Sie treten jedoch zu keinem Organ zusammen, sondern sind diffus zwischen den Fettzellen verteilt. Ich habe eine ganze Anzahl Mitglieder dieser Gruppe untersucht und stets die gleichen Verhältnisse angetroffen, die Pilze sind rundlich bis oval und liegen nicht allzu zahlreich in den Wirtszellen. Vergleicht man mehrere

1) Nur das von Lindner studierte Objekt, dessen systematische Stellung nicht mehr mit Sicherheit zu eruieren ist, zeigt die Infektion am hinteren Eipol. Der Autor selbst bezeichnete es als Aspidiotus nerii; Lindinger machte jedoch mit Recht darauf aufmerksam, daß dies nicht stimmen könne und meint, es würde sich um ein Lecanium handeln. Dafür sprechen auch die Symbionten, nur die Infektionsweise harmoniert nicht.

Arten, so erkennt man wohl, daß auch hier, wie bei den Lecanien, eine Menge verschiedener Rassen vorliegen, aber, da sie fest in das fremde Plasma eingefügt sind, bekommt man beim Zerzupfen nur selten freie Pilze zu Gesicht und kann sich nicht so leicht über das jeweils Typische ihrer Gestalt Rechenschaft geben. Ich habe in Fig. 65 eine Anzahl Diaspinen-Mycetocyten, nach dem Leben gezeichnet, zusammengestellt, um eine Vorstellung von der Einförmigkeit der Verhältnisse zu geben. Größe der Symbionten und der Wirtszelle ist jeweils verschieden, aber konstant. Einen verschiedenen Habitus erhalten die Zellen ferner durch stark lichtbrechende Einschlüsse ihres Plasmas, die jeweils charakteristisch gefärbt sind; bei Chrysomphalus dictyospermi sind sie sehr zahlreich, groß und gelbgrün, bei Aspidiotus cyanophylli ebenso gelbgrün, aber viel kleiner, bei Pseudoparlatorea parlatoreoides fand ich sie farblos, daneben aber kleine Fetttröpfchen (die in der Figur dunkler gezeichnet sind), bei Aspidiotus lataniae gelbgrün bis leicht orange. Offenbar handelt es sich um Substanzen, die den in den Mycetocyten bei Aphiden auftretenden analog sind und in denen heute noch unbekannte Stoffwechselprodukte zu sehen sind, die im Zusammenhang mit der Funktion der Pilze entstehen.

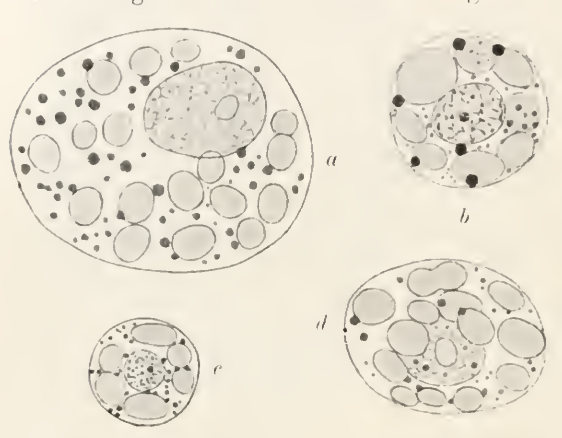


Fig. 65. Mycetocyten von Diaspinen. *a*) Chrysomphalus dictyospermi, *b*) Pseudoparlatorea parlatoreoides, *c*) Aspidiotus cyanophyllii, *d*) Aspidiotus lataniae. Nach dem Leben. Original.

Bezüglich der Infektion ist bis jetzt nichts bekannt geworden. Sulç sieht in den Symbionten der Diaspinen ebenfalls Saccharomyceten, auch mir scheint dies nicht unwahrscheinlich, doch bedürfen sie noch eines eingehenderen Studiums. In den Mycetocyten besitzen sie manchmal Gestalten, die auf Teilung in zwei gleiche Teile schließen lassen.

Über die Orthezinen lag bisher nur eine kurze Notiz von Sulç vor (1910), daß sie auffallend bakterienartige Organismen

führen. Auch bei bedeutenden Vergrößerungen lasse sich nicht entscheiden, ob es sich um wirkliche Bakterien oder den Bakterien ähnliche Hefen handle. Ich habe Orthezia insignis etwas genauer studiert und kann mit Bestimmtheit sagen, daß es sich um Bakterien handelt. Die Orthezieusymbiose gehört zu den merkwürdigsten unter den mannigfachen Einrichtungen, die man bei den Schildläusen antrifft. Es sind hier Fettzellen, die von den Symbionten bewohnt werden, aber nicht solche vom Typus der Lecanien, bei denen zahlreiche Fetttröpfchen in jeder Zelle liegen, sondern Zellen,

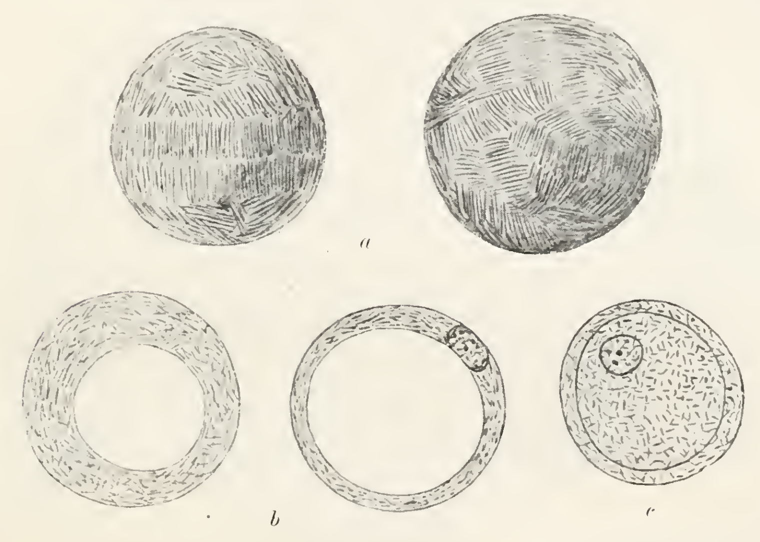


Fig. 66. Fettzellen von Orthezia insignis, von Bakterien bewohnt. *a*) oberflächlich, *b*) im optischen Schnitt, *c*) beide Ansichten kombiniert. Nach dem Leben. Original.

die nur eine einzige große Fettkugel im Zentrum führen, die den kleinen Kern auf die Seite drängt, und über das ganze Tier zerstreut, sich scharf von den gewöhnlichen Fettzellen abheben; auch andere Schildläuse besitzen übrigens solche Fettzellen mit einem Fetttropfen. Ein großer Teil derselben birgt nun zahllose schlanke, stäbchenförmige Bakterien, die den Plasmasaum dicht ausfüllen, das gelblichbraungetönte Fett aber natürlich meiden. Was dabei vor allem auffällt, ist, daß die Bakterien die ausgesprochene Neigung haben, sich parallel nebeneinander zu legen und auf die Art ein regelmäßiges, gleiche Breite einhaltendes Band zu bilden. Nach allen Richtungen ziehen sie so über die Oberfläche und füllen sie vollkommen

aus. Ich habe selten eigentümlichere Mycetocyten gesehen, wie eine solche von Orthezia, wenn man sie im Leben betrachtet und nach allen Seiten dreht (Fig. 66). Die Entstehung einer solchen Anordnung kann ich mir nur so denken, daß die Vermehrung der Stäbchen durch Querteilung erfolgt und daß die beiden Teilprodukte durch y-förmiges Umklappen parallel zueinander zu liegen kommen; wenn dies lange Zeit so fortgesetzt wird, müssen ja solche Bänder zustande kommen, vorausgesetzt, daß das Medium der Bakterien derart ist, daß es eine längerdauernde Fixierung begünstigt; tatsächlich wird uns die Infektion der Eier lehren, daß eine Schleimabsonderung bei ihnen vorkommt. Ein ähnliches Nebeneinanderzuliegenkommen ist uns ja bereits bei den Chermes-Bewohnern begegnet, wo auch ganze parallele Bündel zustande kamen, wenn auch nicht in solcher Ausdehnung wie hier.

Vergleicht man mehrere infizierte Fettzellen, so fällt auf, daß viele bei weitem nicht so dicht besiedelt sind und daß ferner die Bakterien in den einzelnen Zellen von recht verschiedener Größe sind. Für die einzelne Zelle aber ist die Größe annähernd konstant. Fig. 67 zeigt die Extreme aus zerzupften Zellen; unter den Mycetocyten in Fig. 66 findet man ebenfalls eine mit ganz kleinen Stäbchen. Es sind das die kleinsten Insektensymbionten, die mir je begegneten. Bei ihnen findet sich die regelmäßige Anordnung noch nicht. Die Verhältnisse dürften sich so erklären, daß kleinste Fortpflanzungsstadien gebildet werden, die bis dahin freie Fettzellen infizieren, in diesen, sich vermehrend, heranwachsen, ohne daß inzwischen Neuinfektionen dazukommen, und schließlich zu den zuerst geschilderten Stadien sich entwickeln. Die Dinge würden dann wesentlich anders liegen, als bei den Fettzellen der Lecaniinen, die offenbar ständig von den Hefen attackiert und auch z. T. wieder verlassen werden. Wir haben vielmehr bei den Orthezien Zellen vor uns, die, obwohl sie auch noch Fettzellen sind, doch eigentlich schon den Namen Mycetocyten verdienen.

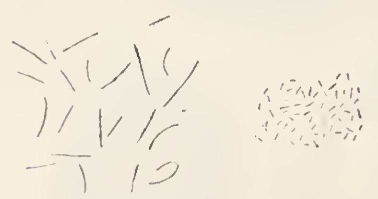


Fig. 67. Symbiontische Bakterien aus Orthezia. Original.

Nach der ganzen Sachlage muß man vermuten, daß auch zwischen den Fettzellen freie Bakterien vorkommen; inwieweit die beim Zerzupfen der Tiere frei gefundenen Stäbchen solche darstellen und inwieweit sie gewaltsam befreit wurden, kann ich nicht ent-

scheiden. Zwischen den geschilderten Fettzellen kommen übrigens auch gewöhnliche, farblose vor; auch sie können infiziert sein.

Sehr merkwürdig läuft die Infektion der Eier ab. Die Bakterien gelangen nämlich zu Tausenden in größere Schleimpakete vereinigt in den sich erweiternden Raum zwischen dem Follikel und dem



Fig. 68. Infektion des Orthezia-Eies am hinteren Pol. Nach dem Leben. Original.

hinteren Ende des Eies. Einzelheiten, die sich auf die Art bezogen, wie sie dorthin gelangen und auf welche Weise sie durch dem Follikel treten, sind mir bis jetzt noch nicht zu Gesicht gekommen. Hier ordnen sie sich nun, indem sie sich alle annähernd der Länge nach zusammenlegen und rücken in geschlossener Masse gegen das Ei vor, in eine Nische, die dieses bildet, eintretend. Die Fig. 68 zeigt diesen Augenblick, nach dem Leben entworfen, wobei zu beachten ist, daß durch den Druck die Rosette von Symbionten sich etwas gedreht hat, so daß sie von unten, und nicht von der Seite zu

sehen ist. Später greift das Eiplasma an den Rändern der Grube mehr um die Masse herum und zieht sie schließlich völlig in sich hinein. In der Orientierung, wie sie eingedrungen ist, die Längsachse der Pakete parallel der Längsachse des Eies, verharrt sie dann bis zur Entwicklung des Eies. Wir begegnen hier zum ersten Male der Erscheinung, daß Symbionten bei der Infektion des Eies in besonderen, taktischen Verbänden angerückt kommen, werden aber sogleich sehen, daß dies auch bei anderen Schildläusen in ganz ähnlicher Weise auftritt.

Bei den Schildläusen kommen nun neben frei in der Leibeshöhle flottierenden, in gewöhnlichen Fettzellen lebenden oder eigene zerstreute Mycetocyten bewohnenden Symbionten aber auch solche vor, für die der Wirt eigene Organe, Mycetome, zur Verfügung stellt, die hier zudem einen wesentlich geschlosseneren Eindruck machen, als bei den Aphiden. Es ist dies bei den Coccinen und Monophlebinen der Fall. Im ersteren Fall handelt es sich um unpaare, ziemlich große, eiförmige Mycetome, denen wir zunächst unsere Aufmerksamkeit widmen wollen. Beobachtet wurden sie, bevor ihr Wesen bekannt war, bereits von Berlese (1893), der bei Pseudococcus (= Dactylopius) citri Risso einen „corpo ovale" oder „corpo giallo" beschreibt, der als voluminöse Masse, etwa ein Drittel der gesamten Tierlänge betragend, unter dem Darm liegt. Beim Weibchen ist das Organ größer als beim Männchen, es ist gelb gefärbt und wird von ihm noch als ein Reservestoffbehälter angesehen, der zwar aus Zellen aufgebaut ist, die von den gewöhnlichen Fettzellen erheblich abweichen, aber doch neben Substanzen anderer Art auch viel Fett enthalten soll. Pierantoni hat (1910) dann in demselben ein Pilzorgan erkannt und uns mit seiner Struktur genauer bekannt gemacht (1913). Seitdem habe ich selbst mich ebenfalls mit der Art beschäftigt und Pseudococcus adonidum L. noch zum Vergleich herangezogen, von dem Berlese ebenfalls bereits erwähnt hat, daß hier ein gleiches, nur etwas kleineres Gebilde vorkommt.

Untersucht man ein frisch herauspräpariertes Mycetom genauer, so fällt sofort die reichliche Versorgung mit Tracheen auf; schon Berlese hatte mitgeteilt, daß zahlreiche vom ventralen Längsstamm, der dem letzten Stigma entspringt, stammende Tracheen in dasselbe hineindringen. Auf dem Gesamtbild eines von der Seite gesehenen Mycetoms sieht man 3—4 größere Äste, die sich in zahlreiche feine Stämmchen aufteilen (Fig. 69). Die letzten Kapillaren sind jedoch bei einer solchen Vergrößerung nicht mehr zu erkennen. Pierantoni

teilt mit, daß an jede der Mycetocyten eine Trachee heranzieht und sich hier noch in Kapillaren aufteilt, die in innige Beziehung zu den Symbionten treten. Auf Schnitten erkennt man, daß das Organ aus großen, pilzbewohnten Zellen zusammengesetzt ist, die von einem pilzfreien, abgeplatteten Epithel umhüllt sind. Von diesen gehen ferner eine Anzahl Querzüge durch dasselbe hindurch, so daß das Organ in einzelne Fächer aufgeteilt wird. Diese Hüll- und Zwischenzellen tragen das bald mehr gelbliche, bald orangerote Pigment in Form kleiner Granula. Die Mycetocyten selbst besitzen große

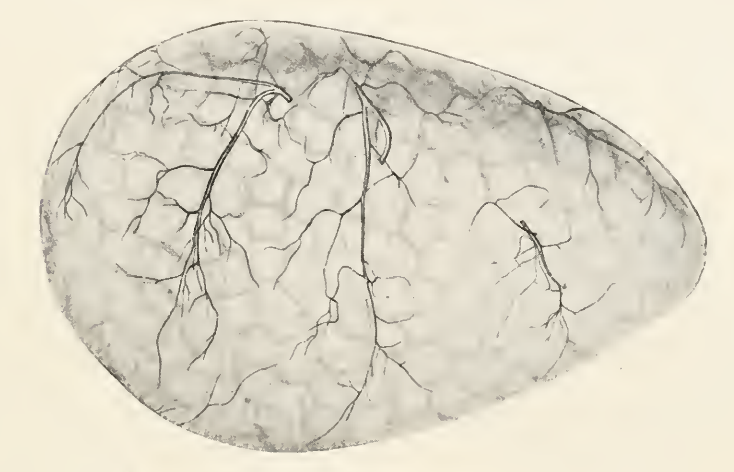


Fig. 69. Mycetom von Pseudococcus citri, von der Seite gesehen. Nach dem Leben. Original.

chromatinreiche Kerne und führen im Plasma etwa 10—12 rundliche oder längliche farblose Ballen, in die die Pilze eingebettet sind, die hier wiederum von einer reichlichen Schleimmasse zusammengehalten werden, an deren Oberfläche ich jedoch keine Membran finden kann, wie es Pierantoni will. Nahezu an jedes derartige Konglomerat tritt nach Pierantoni ein Tracheenästchen heran. Erwähnt muß noch werden, daß in denselben sich stets ein oder einige stark lichtbrechende Tröpfchen eines unbekannten Stoffwechselproduktes finden.

Pierantoni glaubte anfangs, daß das Mycetom nur im weiblichen Geschlecht vorkäme; in den hier wie bei den meisten Schildläusen seltenen und kleinen Männchen konnte er, auch auf jungen Larvenstadien, nichts davon finden. Später stellte er dies dahin richtig, daß das Organ in ihnen nur entsprechend der Kleinheit und

der ephemeren Lebensweise der Männchen stark reduziert ist. Es liegt hier offenkundig eine interessante Parallele zwischen Symbiontenmenge und Nahrungsbedürfnis vor.

Bevor wir auf den feineren Bau der Symbionten eingehen, müssen uns noch einige zytologische Einzelheiten der Mycetocyten selbst beschäftigen. Pierantoni teilt über ihre Vermehrung nur mit, daß man in ihnen während der Embryonalentwicklung häufig Mitosen findet. Ich habe sie in jungen Larven etwas genauer studiert und bin dabei auf eigenartige, bisher sonst an keiner Mycetocyte beobachtete Verhältnisse gestoßen. Die Kerne, die vor einer Teilung stehen, verdichten, wie gewöhnlich, ihre chromatische Substanz auf die Chromosomen; dabei fällt aber sofort auf, daß ganz ungewöhnlich viele Chromosomen gebildet werden. Ich habe dieselben wiederholt abgeschätzt, der Kern liegt bei seiner Größe immer in mehreren Schnitten, und dabei Zahlen bis über 200 erhalten; schon der eine in Fig. 70 wiedergegebene Schnitt eines solchen Stadiums enthält etwa 70. Es ist von vornherein selbstverständlich, daß es sich dabei nicht um die Normalzahl der Chromosomen handeln kann, sondern irgendwelche Störungen vorliegen.

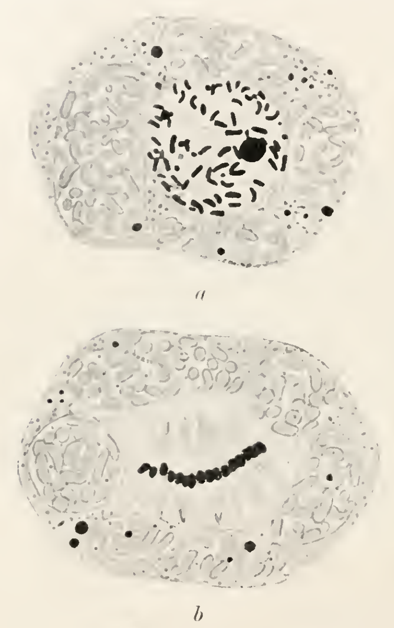


Fig. 70. Mycetocyten von Pseudococcus citri, *a*) vor der Teilung, *b*) in Teilung. Original.

Ich habe bisher nicht die normale Chromosomenzahl der Tiere genau feststellen können, aber ein Blick auf die Mitosen, die aus den viel kleineren Kernen der Hüllzellen des Mycetoms hervorgehen, lehrt, daß sie natürlich bedeutend niedriger ist und höchstens etwa 20 erreicht. Die Mitosen, die mit einer solchen Chromosomenmenge beladen werden, bilden keineswegs mehr normale Spindeln; sie werden vielpolig, wie viele Pflanzenzellen; leider hatte ich bisher nicht Gelegenheit gehabt, den weiteren Verlauf dieser Teilungen in allen Phasen zu verfolgen, aber doch Anhaltspunkte dafür gewonnen, wie dieselben ablaufen und wie es zu den Kernen mit einem

Vielfachen der Normalzahl kommt. Es ergeben sich nämlich Zellen mit zwei Kernen und ich habe Bilder gesehen, die den Eindruck machen, daß diese wieder zusammenfließen können. Die ganze Entwicklung des Mycetoms denke ich mir so, daß zunächst normale Mitosen regelrecht durchgeführt werden und die Zahl der Mycetocyten hervorbringen, daß aber dann allmählich Störungen im physiologischen Gleichgewicht im Zusammenhang mit der Menge der symbiontischen Inwohner auftreten, die zu den geschilderten Teilungsanomalien führen. eine Lähmung der Teilbarkeit insbesondere des Plasmaleibes mit sich bringen und zu einer Summierung der Chromosomenzahl führen. Wie dies auch sonst bei künstlich gestörten Mitosen der Fall war, reguliert in einem solchen Fall die Zelle nicht etwa die Chromosomenmenge, sondern muß sie unabänderlich mitschleppen. Wie oft ein solcher Addierungsprozeß vor sich gegangen, müßten daher sorgfältige Zählungen in den normalen Zellen und den alternden Mycetocyten errechnen lassen. Diese Vermehrung der Chromatinmasse und der Kerngröße ermöglicht andererseits wieder ein Anwachsen des Plasmaleibes.

Man muß sich eigentlich wundern, daß solche Beeinflussungen nicht häufiger zu beobachten sind, aber vielleicht wird sich, nachdem man, durch die Verhältnisse bei Pseudococcus angeregt, sorgfältiger darauf achtet, doch noch mancherorts, wo besonders große Mycetocyten mit sehr chromatinreichen Kernen vorkommen, Ähnliches finden.[1]

Doch nun zu den Symbionten selbst, die in mehrfacher Hinsicht Interessantes bieten. Pierantoni hat sie bereits ziemlich eingehend geschildert, aber seine Abbildungen geben, wenn ich sie mit meinen Beobachtungen vergleiche, nicht ganz den lebenswahren Eindruck der Organismen. Sie sind zumeist Schnitten entnommen, und diese sind nach meinen Erfahrungen wenig geeignet, den Habitus der Symbionten richtig erkennen zu lassen. Die Fig. 71 ist nach dem lebenden Objekt, eventuell nach Behandlung mit zwei- bis dreiprozentiger Essigsäure, gezeichnet, wobei ich mich überzeugte, daß die Essigsäure die Gestalt nicht wesentlich beeinflußte. In den schon erwähnten Schleimpaketen liegen die Pilze allseitig in Menge eingebettet; ihre Form aber ist eine außerordentlich wechselnde, für gewöhnlich sind sie rundlich, oval bis wurstförmig. Die Enden

1) Vgl. hierzu die an Aleurodes-Mycetocyten seitdem gemachten Beobachtungen!

sind allemal stumpf abgerundet[1], ihr Plasma fein wabig, von kleinen Körnchen, die besonders die Knotenpunkte lieben und gerne mehr in der Längsachse sich ansammeln, durchsetzt. Dabei ist festzustellen, daß innerhalb eines Verbandes der Formcharakter zumeist ein einheitlicher ist. Äußerst selten begegneten mir auch Pilze, die einen rechtwinklig abstehenden Seitensproß trugen (Fig. 72 *a*). Auch Pierantoni ist diese Mannigfaltigkeit bereits



Fig. 71. Symbionten aus dem Mycetom von Pseudococcus citri. Nach dem Leben. Original.

aufgefallen und er findet, daß die rundlichen Formen im Frühjahr mehr überwiegen, die verlängerten aber im Winter, womit nicht gesagt sein soll, daß nicht stets ein gewisser Prozentsatz von jedem Typus anzutreffen ist. Ich habe bis jetzt noch keine solchen zeitlichen Unterschiede, wohl aber ein stetes Nebeneinander im Mycetom feststellen können.

Die Variabilität des Organismus ist aber damit noch nicht erschöpft. Nicht selten stößt man auf Verbände, deren Pilze beträchtlich flüssigkeitsreicher und daher stark aufgetrieben sind

1) An beiden Enden spitz auslaufende Formen, wie Pierantoni, habe ich nie gesehen.

(Fig. 71 *f*). Runde und ovale Gestalten herrschen dann vor. Solche machen aber keinen normalen Eindruck mehr, obwohl man Andeutungen von Querteilungen an ihnen beobachtet; zwischen ihnen pflegen dann noch kleine, dichte, scheinbar degenerierende Gebilde eingelagert zu sein. Und auf der anderen Seite trifft man nicht selten, daß innerhalb eines durch die Schleimausscheidung zusammengehaltenen Verbandes ein neuer, sich allseitig abgrenzender, kleinerer bildet, dessen Pilze dann einen anderen Habitus aufweisen; sie sind nie länglich-wurstförmig, sondern annähernd rundlich oder oval und ihr Protoplasma besitzt eine viel dichtere Beschaffenheit (Fig. 71 *b*, *e*). In Zupfpräparaten findet man Stadien, auf die solche Neugründungen offenbar zurückzuführen sind; vereinzelte Zellen, deren Plasma den gleichen Charakter hat und die in Knospung begriffen sind, derart, daß drei, vier und mehr Tochterzellen noch zusammenhängen. Auch sonst stößt man außer auf Bilder, die für quere Zerschnürung der schlanken wie der gedrungenen Zustände in Anspruch zu nehmen sind, auf Knospungsstadien eigentümlicher Art (Fig. 71 *c*). Sie erinnern etwas an Bilder, wie ich sie bei den Aphidensymbionten neben der Querteilung gefunden habe. Rundlichen Stadien mit lockerem Bau sitzt ein viel dichter gebautes rundes Korn auf, oder ein Käppchen, dessen Oberflächenbegrenzung wenigstens einen dichteren Eindruck macht, oder zwei oder drei solche, oder endlich Knospen vom Charakter der Mutterzelle. Ich denke, daß die Reihenfolge ihrer Entstehung die gleiche ist wie die, in der ich die Stadien angeführt, aber ich muß die Beurteilung dieser Dinge dem Fachmann überlassen.

Jene inselartigen Nester dichter gebauter Pilze sind vielleicht die Ausgangsstadien für die Infektionszustände. Denn um der Mannigfaltigkeit die Krone aufzusetzen, treffen wir hier zum ersten Male die Erscheinung, daß die Symbionten in anderer Form in die Eier übertreten, als sie für gewöhnlich im Mycetom zu finden sind. Pierantoni hat dies zum ersten Male bei Icerya (1910) gesehen, ich habe das gleiche bei Cicaden und Cicadelliden (1912) beobachtet, für Pseudococcus citri ist wiederum Pierantoni der Gewährsmann (1913), für Psylliden Breest (1914).

Pierantoni schildert die Sonderung infektiöser Zustände bei unserem Objekt folgendermaßen: Während die inneren alle ganz gleichförmig sind, begegnen mehr oberflächenwärts einige, in denen der Kern kleiner geworden ist, das Chromatin mehr kondensiert wurde und um den Kern ein sonst nicht vorhandener Plasmahof

aufgetreten ist. Bei manchen ist die Degeneration aber noch weiter gegangen und hat zum Zerreißen des Plasmas geführt, so daß die Pilzkugeln frei werden und zwischen den Lücken des umhüllenden Epithels austreten können. Die Pilze selbst aber unterscheiden sich dadurch, daß sie in jenen degenerierenden Zellen

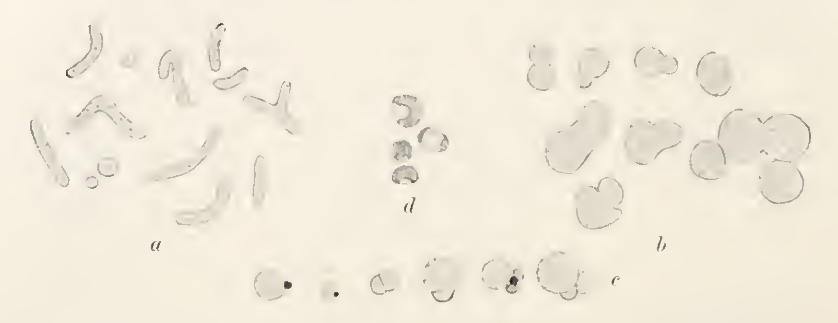


Fig. 72. Verschiedene Zustände von Pseudococcus citri-Symbionten. *a*—*c*) aus dem Mycetom, *d*) Infektionsstadien. Nach dem Leben. Original.

stets größer sind, vom langgestreckten Typus und viel stärker mit Kern- wie mit Plasmafarben sich färben — also dichter gebaut sind — wie die mehr zentral wohnenden.

Ich habe an meinem Material bisher eine solche regionäre Sonderung noch nicht gefunden, auch sind die sich lösenden Infektionsverbände anders geartet, so daß ich fast annehmen möchte, daß uns nicht ganz die gleichen Arten vorliegen oder vielleicht sich hier ähnliche Einflüsse verschiedener Ernährungsbedingungen geltend machen, wie wir sie bei den Lecaniinen oben feststellten. Die färberischen Unterschiede sind die gleichen wie die von Pierantoni angegebenen. Aber in der Form sind sie wesentlich anders geartet. Jedes einzelne Individuum ist nämlich u-förmig gebogen, gedrungen und unbeschadet der allen gemeinsamen Grundmasse von einer eigenen Hülle umgeben, die wohl von der gleichen schleimigen Beschaffenheit sein dürfte. Da die Pilze ihr mit der äußeren Seite der Krümmung dicht anliegen, wird ihre Begrenzung nur dort deutlich, wo sie frei zutage tritt (Fig. 72 *d*, Fig. 73). Auch sind sie keineswegs größer

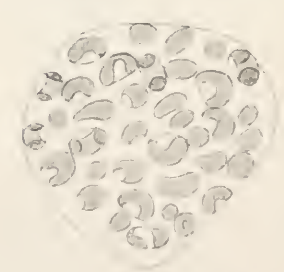


Fig. 73. Infektionszustände der Pseudococcus citri-Symbionten, von einer Schleimhülle zusammengehalten. (Imm. $^{1}/_{12}$, Oc. 12.) Original.

als die gewöhnlichen Typen, sondern im Gegenteil hier von recht bescheidenen Dimensionen.

Der Vergleich mit den Symbionten einer anderen Pseudococcus-Art (Ps. adonidum) ist meiner Meinung nach geeignet, einiges Licht in diesen Wechsel der Formen zu bringen. Pseudococcus adonidum besitzt ein völlig nach dem gleichen Prinzip gebautes Mycetom; gleiche Lage, Gestalt, Färbung, histologischer Bau sind ohne weiteres zu konstatieren. In den Mycetocyten finden sich die Symbionten wieder zu solchen Ballen vereint, aber wie sehr war ich überrascht, hier nun ganz typische, schlanke, fädchenförmige Bakterien zu finden, die mit den aufgetriebenen Formen bei Ps. citri gar nichts zu tun hatten. Fig. 74 gibt solche in isoliertem Zustand wieder und läßt zugleich erkennen, daß sie sich durch quere Zerschnürung fortpflanzen und gelegentlich dabei auch kleine Ketten von drei Individuen auftreten. Und an die Stelle der vielen Zustände dort ist nun völlige Gleichförmigkeit getreten. Das ganze Mycetom führt nur solche Stäbchen und ebensolche, aber auch in Schleimpaketen, schreiten zur Infektion an gleicher Stelle.



Fig. 74. Symbiontische Bakterien aus Pseudococcus adonidum. Original.

Ich glaube, daß dieser Umstand von einiger Bedeutung für die Frage nach der systematischen Stellung der Symbionten vom Typus der bei Pseudococcus citri vorkommenden ist, denn man kann nicht gut annehmen, daß zwei auf den ersten Blick zum Verwechseln ähnliche Arten in völlig gleichen Organen sich gleich verhaltende Symbionten bergen, die sich systematisch nicht sehr nahe stünden. Man wird vielmehr daraus den Schluß ziehen müssen, daß die Pseudococcus citri-Pilze ebenfalls Bakterien sind, was übrigens schon Pierantoni das Wahrscheinlichste dünkte, die durch die Bedingungen der Lebensweise im tierischen Körper in ähnlicher Weise entartet sind wie die sogenannten Bakterioiden in den Stickstoffknöllchen der Leguminosen. Tatsächlich bewegen sich die Veränderungen auch bei beiden in der gleichen Richtung. Die ganz besonders aufgequollenen Pilze, die uns von vornherein den Eindruck degenerativer Stadien machten, werden damit zu gesteigerten Entartungszuständen an sich schon einseitig angepaßter Formen. Es sei daran erinnert, daß wir Ähnliches schon bei den Blattläusen antrafen. Später werden wir auf die wahr-

scheinlich recht verbreitete Erscheinung nochmals zu sprechen kommen.[1]

Der Umstand, daß plötzlich besondere Infektionsstadien auftreten, dürfte mit einer solchen Deutung auch seine Erklärung finden. Zum Ausgangspunkt einer erneuten gesteigerten Fortpflanzungsperiode in den zahlreichen Embryonen eignen sich jene Zustände der Involution nicht gut, es werden vielmehr solche benutzt, von denen wir vermuten dürfen, daß sie den ursprünglich aufgenommenen gleichen oder doch ähnlicher sind. Dafür, daß in ihnen etwa Sporen zu sehen sind, habe ich keine Anhaltspunkte gefunden.

Über die Infektion selbst ist nicht sehr viel zu sagen. Pierantoni hat sie bereits genau beschrieben. Mit den Lecanien haben die Coccinen die Stelle derselben gemeinsam, mit den Orthezinen den Umstand, daß ganze Pakete in das Ei gelangen. Die Ballen treten an der Basis der Nährzellen durch den Follikel und legen sich rund um den Nährstrang. Wie bei den Lecanien verharren sie hier, bis die Eizelle ausgewachsen ist und die Nährzellen atrophieren, um dann in den Raum zwischen Chorion und Ei und später in das Eiplasma selbst aufgenommen zu werden. Manchmal konnte Pierantoni feststellen, daß zwischen Chorion und Ei sich einige Pilze aus den Paketen befreien und dabei alsbald das für das Organ typische Aussehen bekommen. Solche können dann auch auf eigene Faust infizieren und neuen Kugeln den Ursprung geben. Überhaupt spricht alles dafür, daß bereits zu dieser Zeit auf die vorangehende Periode stark herabgesetzter oder ganz sistierter Vermehrung eine solche gesteigerter Teilungen folgt, denn die Zahl der Pilzverbände zu Beginn der Embryonalentwicklung ist stets bedeutend größer als die hinter die Nähzellen eindringende. Daß dies nicht durch eine Zerschnürung besonders herangewachsener Verbände erreicht wird, sondern durch Neugründungen, geht daraus hervor, daß man zu dieser Zeit oft zwischen den größeren ganz kleine, nur wenige Individuen enthaltende Kugeln trifft (Pierantoni 1913).[2]

1) Zu dieser Auffassung stimmen die S. 199 nach Abschluß des Manuskriptes noch angefügten Beobachtungen Peklos sehr gut, nach denen auch die runden, flüssigkeitsreichen Aphidensymbionten in Stäbchen übergehen können. Die Coccinensymbionten werden damit denen der Blattläuse sehr genähert, und ich vermute, daß auch sie azotobakterartige Organismen darstellen. Vergleiche auch das später über die Symbionten von Tettigonia Mitgeteilte!

2) Über Pseudococcus citri liegen auch noch Angaben von Emeis (1915) vor, die entweder auf völlig irrigen Beobachtungen beruhen oder sich auf ein

Um die Frage zu entscheiden, inwieweit die eigenartigen Verhältnisse bei den Pseudococcus-Arten typisch sind für alle Coccinen, bedarf es weiterer Untersuchungen, mit denen ich begonnen habe. Von der Gattung Phenacoccus konnte ich bisher zwei Arten, Phen. aceris und Phen. piceae, studieren. Beide besitzen unpaare Mycetome von recht ähnlichem Bau wie die Pseudococcus-Arten, d. h. die großen Mycetocyten werden von einem flachen Epithel umspannt und dessen Elemente setzen sich auch, in die Tiefe dringend, zwischen dieselben fort. Während Phen. piceae ein geschlossenes ovales Organ aufweist, ist seine Entfaltung bei Phen. aceris beträchtlich gesteigert; schon bei Tieren, die im Frühjahr (Mitte April) vor der Entfaltung der Ovarien in Schnitte zerlegt wurden, nimmt es einen großen Teil des Körpers ein und setzt sich jederseits mittels keulenförmiger Vorwölbungen zwischen die dorsoventralen Muskelzüge hinein fort, so daß etwa ein eichenblattähnlicher Umriß entsteht. Die Mycetocyten ähneln wohl im Habitus, insbesondere was Kernform betrifft, den eben kennengelernten, unterscheiden sich aber sofort von ihnen dadurch, daß die Symbionten nicht in zehn, zwölf Verbände zusammengeschlossen sind, sondern einzeln als ziemlich große, rundliche und längliche Gebilde in Plasmavakuolen liegen. Ich habe es bisher unterlassen, sie im Leben zu studieren und kann deshalb über ihren Bau nichts weiter aussagen. Auch kann ich bis heute keine Angaben über die Übertragungsweise machen.

Ich habe auch Pseudococcus nipae und Cryptococcus fagi flüchtig untersucht und kann jedenfalls versichern, daß auch diese beiden Vertreter der Coccinen Mycetom besitzen; offenbar handelt es sich hierbei um ein ebenso konstantes Merkmal der ganzen Gruppe, wie etwa das Vorhandensein der freien Hefen es für die Lecaniinen oder das von Mycetocyten für die Diaspinen darstellt. Das Studium der Symbionten selbst aber bedarf noch einer breiteren, vergleichenden Grundlage, da es den Anschein hat, daß sich hier dieselben, wenn sie systematisch eine Einheit bilden, woran ich zunächst festhalten möchte, in sehr wechselnder Weise an den Wirt angepaßt haben und außerordentlich polymorph geworden sind.

---

ganz anderes Tier beziehen. Er sagt nämlich, daß die Pilze wie bei Lecanium hemisphaericum diffus in dem Tier lebten und etwa 20 an der Zahl hinter den Nährzellen infizieren. Wahrscheinlich hat er die ganzen Pilzverbände für einzelne Individuen genommen, das würde mit der außerordentlichen Größe derselben harmonieren. Unter dieser Annahme würde auch das von ihm geschilderte Endstadium der Infektion sich wohl einfügen.

Wenden wir uns nun den Monophlebinen zu, über die wir durch eingehende Untersuchungen Pierantonis (1910, 1912, 1913, 1914) an Icerya purchasi genau unterrichtet sind; war es ja das Objekt, das ihn zuerst auf die Deutung des Pseudovitellus als Wohnstätte symbiontischer Pilze gebracht hat. Die Tiere sind wahrscheinlich aus Amerika über die Azoren nach Südeuropa verschleppt worden. Das Mycetom nimmt hier eine Form an, die uns bisher noch nicht begegnet ist. Zu beiden Seiten des Mitteldarmes liegen nämlich im Bereich des ersten bis siebenten Abdominalsegmentes jederseits sieben kleine Teilmycetome hintereinander gereiht, jedes nur aus wenigen großen Mycetocyten bestehend, je nach dem Alter eins bis fünf und mehr an der Zahl (Fig. 75). Wie die entsprechenden Organe der Coccinen sind auch sie von einem flachen Epithel umzogen. Die Kerne sind stark chromatisch und, wie schon des öfteren, sehr unregelmäßig gestaltet. Anfangs glaubte Pierantoni auch hier, daß das sehr selten zur Beobachtung gelangende männliche Geschlecht keine Symbionten besitze, hat aber später das Gegenteil erkannt.



Fig. 75. Mycetome der einen Seite von Icerya purchasi. Nach Pierantoni.

Die Pilze selbst sind wieder rundlich oder oval, führen häufig eine oder zwei vielleicht Glykogen enthaltende Vakuolen und ein stark färbbares (metachromatisches?) Korn, und vermehren sich für gewöhnlich durch Zweiteilung; in künstlichen Kulturen, die

Pierantoni in mit Zucker versetzter Gelatine gelungen sind, tritt dagegen Knospenbildung auf. Wie bei Pseudococcus unterscheiden sich die infizierenden Stadien von den im Mycetom herrschenden, zwar nicht durch die Form, aber durch eine völlig veränderte Färbbarkeit, indem sie, vorher Plasmafarben bevorzugend, nun plötzlich sich intensiv chromatisch färben, so daß zum Beispiel mit der Obstschen Methode die einen blaß violett, die anderen intensiv grün werden. Solche treten aus den Mycetocyten und aus den Organen heraus und sind frei in der Leibeshöhle zu beobachten, von wo sie an das Hinterende der Eier gelangen, um hier zu infizieren. Während dieses heranwächst, dringen ständig Pilze durch den an das Ei anschließenden Teil des Follikels und vereinen sich in der kleinen dahinter befindlichen Höhlung, wo mit Abschluß des Wachstums etwa 100 bis 120 beisammen liegen. Zu dieser Zeit bildet dann die Eizelle am hinteren Ende eine Nische und diese nimmt die Symbionten auf. Das bis dahin hier unvollendete Chorion wird hierauf fertiggestellt und schließt die mehr in das Eiplasma sinkenden, eine abgeplattete Gruppe bildenden Pilze nach außen ab.

Von den Dactylopiinen-Symbionten wissen wir leider sehr wenig. Nur Pierantoni macht einige Bemerkungen über die Cochenille-Laus (1910); darnach ist vor allem bei jungen Weibchen, in schwächerem Maße bei erwachsenen, die Leibeshöhle ganz erfüllt von einem spezifischen Gewebe aus großen Zellen, in denen charakteristische Einschlüsse in Menge liegen, welche wahrscheinlich als Symbionten angesehen werden dürfen. Pierantoni will sich jedoch eines definitiven Urteils enthalten, da ihm kein lebendes Material zur Verfügung stand. Gerade Dactylopius coccus genauer hinsichtlich seiner Symbiose zu kennen, wäre jedoch sehr wünschenswert, da bereits Pierantoni darauf hinweist, daß es denkbar ist, daß diese hier mit der Farbstoffproduktion der Wirtstiere in Beziehung stehen. Jedenfalls ist der Sitz der mutmaßlichen Mikroorganismen zugleich der Teil des Körpers, der vor allem den roten Farbstoff enthält.[1]

---

1) Die Produktion technisch verwertbarer Farbstoffe kommt auch bei anderen Schildläusen vor. Kermes ilicis und Margarodes polonicus sind solche, die aber heute keinerlei praktische Bedeutung mehr besitzen. — Durch die inzwischen gemachten Beobachtungen Peklos (s. S. 219), die ebenfalls einen Zusammenhang des Blutlausfarbstoffes mit Symbionten möglich machen, hat seitdem Pierantonis Vermutung an Wahrscheinlichkeit gewonnen.

Über die Bewohner der Asterolecaniinen und Margarodinen liegen bis jetzt keine Beobachtungen vor.

Nachdem wir die mannigfachen Einrichtungen, durch die die Schildläuse ihren Symbionten entgegenkommen, durchmustert haben, obliegt uns noch, über die Entwicklungsgeschichte derselben zu berichten. Sie bewegt sich im großen und ganzen im Rahmen dessen, was wir von den Aphiden her schon kennen, wenn auch natürlich spezifische Abweichungen, z. T. schon durch Infektion an einer ganz anderen Stelle bedingt, in die Erscheinung treten. Die zu machenden Angaben gehen in erster Linie auf Pierantoni, z. T. auch auf Breest und Strindberg zurück. Ich habe mehrfach Gelegenheit gehabt, sie bestätigt zu finden.

Bei den Cocciden gibt es wie bei den Aphiden vielfach einen Wechsel oviparer und viviparer Generationen. Die Dinge liegen aber insofern anders, als bei ihnen eine derartig weitgehende Ernährung der Embryonen durch die Mütter nicht (oder noch nicht) eingetreten ist. Die Eier wachsen vielmehr, bevor sie sich entwickeln, genau so heran, wie wenn sie abgelegt würden, und stapeln die gleichen Dottermassen in sich auf. Entsprechend besteht auch kein Unterschied hinsichtlich der Infektionen und der Entwicklung zwischen beiden Generationen, der die Sachlage bei den Blattläusen so sehr kompliziert hat.

Die ältere Literatur über Coccidenentwicklung ist recht spärlich und für die uns interessierenden Fragen nicht ergiebig. Bevor Pierantoni sich ihr widmete, lagen nur Mitteilungen von Metschnikoff (1866) und Brandt (1869) vor. Ersterer hat bei Aspidiotus nerei offenbar das embryonale Mycetom gesehen, wenn er besondere Zellen beschreibt, die mit anfangs farblosem Plasma durch die Invagination des Keimstreifens in die Tiefe getragen werden, aber nicht wie bei den Aphiden eine geschlossene Masse bilden, sondern zerstreute Zellen. Unverständlich bleiben die weiteren Angaben, daß diese Zellen nun eine „rückschreitende Metamorphose" erleiden, sich mit schwarzen Körnchen beladen und ihren Kern verlieren. Wenn die Reste sich als feinkörnelige Massen im ganzen Tier verbreiten, dürfte es sich tatsächlich um die Symbionten handeln, die hier ja in isolierten Mycetocyten überall im Wirte zerstreut sind. Vergleicht man, was wir heute über die Embryologie der Cocciden, soweit sie die Symbiose berührt, wissen, so lassen sich gewisse Stufen erkennen, die der aufsteigenden Entfaltung von diffuser Überschwemmung zum wohlgefügten Mycetom entsprechen.

Aspidiotus hederae zeigt nach Breest (1914) sichtlich sehr primitive Verhältnisse. Auch nach der Bildung des Blastoderms sind die hier zerstreut in der vorderen Gegend des Eies liegenden Pilze noch nackt im Dotter zu finden. Sie vermehren sich dort lebhaft, zeigen dabei Sproßverbände traubiger Art und zerstreuen sich gleichzeitig immer mehr. Die Zeit der Aufnahme in embryonale Zellen ist nicht streng fixiert, der Prozeß zieht sich vielmehr während einer recht beträchtlichen Periode der Entwicklung hin. Aus den Bildern, die Breest gibt, scheint hervorzugehen, daß sie teils schon vor Anlage der Extremitäten zu einem intrazellularen Leben übergehen, teils erst nach vollendeter Umrollung. Bei einer Lecanium-Art liegen dagegen nach ihm die Dinge ganz anders; die Symbionten zerstreuen sich nicht im Dotter, sondern bilden eine Gruppe, die dicht unter das Blastoderm zu liegen kommt. Hier dringen dann Zellen zwischen sie ein und nehmen sie in sich auf, die wahrscheinlich mit Dotterzellen identisch sind, welche den Weg zur Eioberfläche nicht mehr gefunden haben. Da auch bei dieser Form die Infektion am vorderen Pol erfolgte, wird die embryonale Mycetomanlage durch die Keimstreifbildung nicht behelligt und füllt, wenn das Kaudalende desselben sich in diese Region erstreckt, stark abgeflacht den Raum zwischen diesem und der Serosa aus. Bei der Umrollung behält es ungefähr die gleichen Lagebeziehungen zum Keimstreif bei und gelangt so in die Abdominalgegend über die Bauchganglien zu liegen. Trotz dieser ausgesprochenen Tendenz der Mycetocyten, zusammenzuhalten, erhält aber das fertige Tier kein geschlossenes Pilzorgan, sondern entwickelt die typischen Verhältnisse der Lecanien; höchstens kann man vielleicht Ansätze dazu darin erblicken, daß besondere Partien des Fettgewebes bevorzugt sind und daß sich pilzreiche und pilzfreie Zellen recht unvermittelt gegenüber stehen sollen.

Strindberg (1919) hat Lecanium hemisphaericum[1] entwicklungsgeschichtlich untersucht und gibt an, daß er ganz ähnliche Verhältnisse angetroffen, wie sie Breest von Aspidiotus hederae geschildert hat.

Vergleichen wir nun die Entstehung eines Coccinenmycetoms mit solchen ursprünglichen Verhältnissen; steigen hier die Furchungskerne zur Oberfläche des Eies auf, so treffen einige derselben auf

---

1) Seiner Bestimmung des Materiales scheint er allerdings nicht sicher zu sein.

den rundlichen Haufen von Pilzkugeln, drängen sich zwischen dieselben und nehmen die Nester in sich auf. Während sich am entgegengesetzten Ende der Keimstreif bildet, rückt das so entstandene embryonale Mycetom ein wenig tiefer in den Dotter ein, bleibt aber dann hier liegen, während der Keimstreif unter Bildung des Amnions ihm immer mehr entgegenwächst. Lediglich eine Volumenzunahme ist an ihm zu bemerken, die auf eine Vermehrung der Pilze und eine mitotische Teilung der Mycetocyten zurückzuführen ist. Schließlich erreicht der Keimstreif das Pilzorgan und biegt dicht vor ihm wieder nach hinten um. Erst die Umrollung des Embryos bringt dasselbe in seine definitive Lage. Seiner Bewegung folgend rutscht es an das hintere Ende des Eies, wobei es stets Schritt hält mit der entsprechenden abdominalen Region des Keimes, der es vor der Umrollung anlag, und so in die definitive Lage zwischen Bauchmark und Darmrohr gelangt. Erst auf späten Stadien hat es einen epithelialen pilzfreien Überzug erhalten, über dessen Herkunft Pierantoni nichts Genaues mitteilt, der aber natürlich nur mesodermaler Natur sein kann.

Der ganze Prozeß spielt sich also recht ähnlich dem von Breest bei Lecanium beschriebenen ab, nur daß hier die Mycetocyten dauernd vereinigt bleiben, während sie dies dort nur bis zum Ablauf der Umrollung tun. In den Fällen, wo am hinteren Eipol infiziert wird, muß naturgemäß der ganze Vorgang sich dem bei Aphiden und den im nächsten Abschnitt behandelten Aleurodiden beträchtlich nähern. Pierantoni hat Icerya purchasi mit ihren segmentalen Mycetomen daraufhin genau untersucht. Bei der Blastodermbildung geraten wieder einige Furchungszellen in den abgeflachten Haufen der Symbionten und durchdringen ihn mit ihrem Plasma. Die Lücke, die so vorübergehend im Blastoderm entstehen muß, wird alsbald geschlossen, indem die benachbarten Zellen sich mittels tangential zur Oberfläche stehender Mitosen vermehren und die Pilzmasse auf solche Weise nach innen abdrängen (Fig. 76). Schon zu dieser Zeit liegen zu deren beiden Seiten einige besonders große Zellen — die Urgeschlechtszellen. Die Aufnahme der Pilze in Zellen geht also hier etwas früher vor sich als etwa bei den Aphiden nach den Beobachtungen Tannreuthers, wo zunächst das Blastoderm hergestellt und dann von diesem erst die Zellen genommen wurden, um die Pilzkugel zu versorgen. Zellgrenzen entstehen in dem jungen Mycetom noch nicht, die Kerne vermehren sich zunächst nur langsam und bewahren daher lange ganz das Aussehen von Dotterkernen. Bildet

sich nun die erste Anlage der Keimscheibe, so fallen die Pilze genau in ihr Zentrum, wie bei den Blattläusen, und werden deshalb von den einwuchernden Massen nach innen abgedrängt (Fig. 77). Sie weichen auch hier diesem Druck nicht etwa seitlich aus, sondern lassen sich bis nahezu an den gegenüberliegenden Eipol tragen, wo



Fig. 76. Aufnahme der Symbionten in Zellen während der Blastodermbildung von Icerya purchasi. Bei *c*) die Urgeschlechtszellen das embryonale Mycetom flankierend. Nach Pierantoni.

die Pilze bei dem zweiten Infektionstypus von vornherein lagen. Erst wenn hier die Spitze des Keimstreifs sich S-förmig biegt, trennen sich die Pilze von ihr und kommen so etwas kopfwärts von derselben zu liegen. Die inzwischen aufgetretenen Zellen des „unteren Blattes“ umgeben nun rundum die Pilzzellen und liefern die epitheliale Hülle des zunächst noch ungegliederten Mycetoms. Die wenigzelligen Gonaden aber machen die gleiche Wanderung mit. Die Art, wie bei der Umrollung das Organ mitgleitet, bietet gegen-

über dem nun schon mehrfach Beobachteten an anderen Objekten nichts Neues (Fig. 78).

Vergleicht man den Einfluß der Infektionsstelle auf die Embryonalentwicklung der Pilzorgane, so ergibt sich also, daß diese nach vollendeter Invagination bei beiden Infektionsweisen die gleiche ist, vorher aber bei Infektion am oberen Pol die Pilze am Ort bleiben, bei solcher am hinteren Pol vom Keimstreif erst dorthin



Fig. 77. Verlagerung des embryonalen Mycetoms während der Invagination des Keimstreifs bei Icerya. Nach Pierantoni.

geschoben werden. Als die Pilze beherbergende Zellen kommen allemal Blastodermzellen bzw. Dotterzellen in Betracht.

Weiterhin kann man den Schluß ziehen, daß die ursprünglichste Form der Mycetome die unpaare ist, die auch von allen paarigen oder mehrfach aufgeteilten zunächst durchlaufen wird.

d) Aleurodiden

Die Aleurodiden stellen eine interessante kleine Gruppe dar, die einerseits Beziehungen zu den Psylliden besitzt, also ursprüngliche Charaktere, andererseits aber auch solche zu den Cocciden und

Aphiden. Beide Geschlechter sind geflügelt, die zierlichen Tierchen wie mit Mehl bepudert, wovon sie ihren Namen bekommen haben. Die das Ei verlassenden Zustände bewegen sich zunächst frei umher, um später ein coccidenähnliches Ruhestadium in einem mit hübschen Wachsausscheidungen gezierten und geschützten Puparium durchzumachen.

Die älteste Erwähnung des Pseudovitellus, den wir auch hier nicht vergeblich suchen, fand ich bei Signoret (1867), dem be-

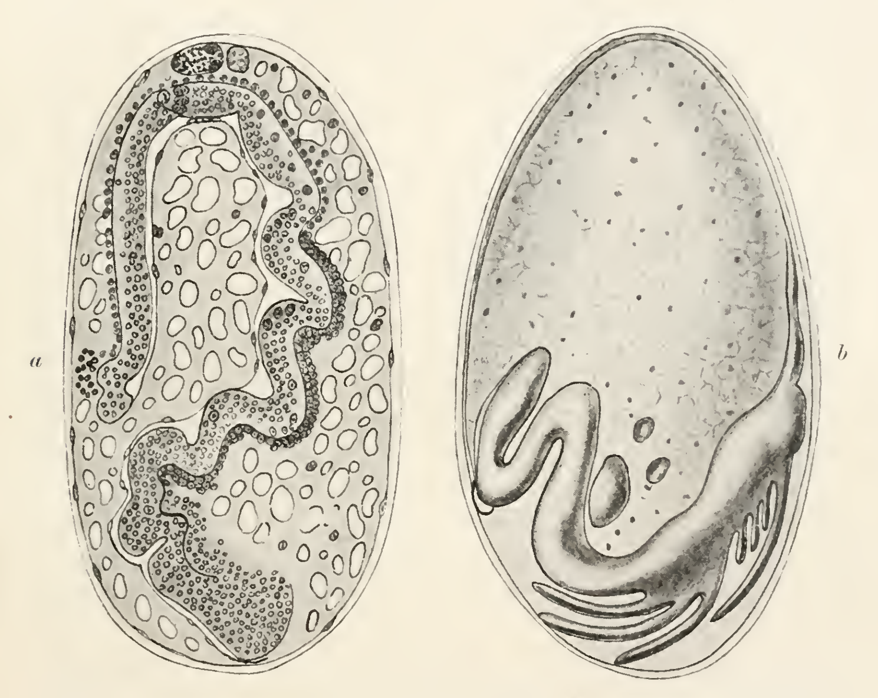


Fig. 78. Embryonen von Icerya mit dem Pilzorgan während der Extremitätenbildung (*a*) und der Umrollung (*b*). Nach Pierantoni.

kannten Schildlausforscher, der auch diesen unscheinbaren Tierchen zum ersten Male mehr Aufmerksamkeit schenkte, wenn er mitteilt, daß man in den sich entwickelnden Eiern außer dem Keimstreif noch einen frei im Dotter liegenden gelben Körper liegen sieht, der in den Larven persistiert. Genauere Angaben sucht man in der späteren Literatur, soweit ich sie kenne, vergebens, höchstens die Notiz von dem Vorhandensein des fraglichen Organs, bis Sulc in Kürze (1910) mitteilte, daß er auch in Aleurodes proletella Mycetocyten gefunden habe.

Da die kleinen Tierchen jedoch ein nicht ungünstiges Objekt darstellen und eine ganze Reihe von dem bisher Bekannten abweichende Eigentümlichkeiten aufweisen, habe ich sie wiederholt vorgenommen und kann über ihre Symbiose ziemlich erschöpfend berichten (1912, 1918). Um die Mycetome zu Gesicht zu bekommen, greift man am besten zu den auf der Unterseite der verschiedensten Pflanzen (Schöllkraut, Ahorn, Buche, Efeu, Hasel) sitzenden Larven- und Puppenstadien. Welche Art man auch untersucht, stets findet man beiderseits in Abdomen je ein annähernd ovales kleines Mycetom, das lebhaft gelb oder orange gefärbt ist. Man kann es zur Not schon mit dem unbewaffneten Auge erkennen. Wenn nun in den Puppen die Geschlechtsorgane sich der Reife allmählich nähern, kann man weitgehende Veränderungen an den Pilzorganen erkennen, die ich an einer nicht genau bestimmten Art auf Ahorn (nicht Al. aceris) genauer verfolgt habe (1912). Zunächst liegen die männlichen bzw. weiblichen Gonaden völlig gesondert hinter den Mycetomen (Fig. 79), später wandern sie jedoch um 1—2 Segmentbreiten nach rückwärts und gehen innige Beziehungen zu denselben ein. In ihrer Bedeutung sind sie bei den männlichen Puppen auf den ersten Blick völlig unklar; hier wird damit nämlich der rundliche oder ovale, bereits von Bündeln reifer Spermien erfüllte Hoden jederseits von dem Mycetom völlig umhüllt, derart, daß mindestens eine einschichtige Reihe von Mycetocyten ihn epithelartig umgibt und diese nur von dem Vas deferens durchbrochen wird. Der Rest der Mycetocyten kann dann als kompaktes Anhängsel bestehen bleiben. Im weiblichen Geschlecht dagegen tritt, wenn die Pilzorgane mit den Ovarien in Verbindung treten, eine weitgehende Lockerung derselben ein, die es ermöglicht, daß die Mycetocyten die traubige Gonade, die in der Entwicklung gegenüber dem Hoden noch sehr zurück ist — es haben sich die



Fig. 79. Weibliche Puppe einer Aleurodes-Art. Nach Buchner.

Ei- und Nährzellen noch nicht differenziert —, in ihrer ganzen zentralen Region allseitig durchsetzen.[1] Hier liegt die Bedeutung auf der Hand; die Pilze werden an die Stellen gebracht, wo sie in der Folge zur Infektion der Eier nötig sind. Daß hierzu eine innige räumliche Beziehung der Mycetocyten bei diesem Objekt besonders erwünscht ist, wird sich aus dem Folgenden ergeben. Wenn die Eiröhren sich später entwickeln, werden sie überall eng zwischen dieselben eingezwängt.

Betrachten wir jedoch, bevor wir uns den Übertragungsweisen zuwenden, die einzelnen Mycetocyten etwas genauer. Im Organ sind sie polygonal gegeneinander abgeplattet; sie sind relativ klein, wenn man sie etwa mit denen der Blattläuse vergleicht, und enthalten auch bei weitem nicht so viele Pilze. Diese grenzen sich auf Schnitten nur schlecht gegen das spärliche Plasma ab, es sind ziemlich große, rundliche und ovale Organismen, deren Fortpflanzung durch tränenförmige Knospen man manchmal beobachten kann. Ihr Durchmesser ist annähernd der gleiche wie der des Zellkerns und entspricht vielfach gerade dem Radius des rundum zur Verfügung stehenden Raumes. Die intensive Färbung des Organes, die die der Coccidenmycetome übertrifft, rührt von den zahllosen kleinen orangefarbenen Körnchen her, die dem die Pilze trennenden Plasma eingelagert sind und sich dort, wo reichlicheres Plasma vorhanden ist, wie unmittelbar um den Kern oder in den Winkeln zwischen Pilzen, reichlicher anhäufen können. Es fällt nicht schwer, Mitosen der Mycetocyten zu beobachten, an denen ich nichts auf eine Störung Hindeutendes gefunden habe.[2] Dabei sammeln sich die Pigmentgranula entsprechend an den beiden plasmareicheren Polen der Spindel. Hier und da findet man degenerierende Mycetocyten mit pyknotischen Kernen; in solchen kann man die Konturen der Symbionten dann meist viel deutlicher erkennen; völlig freie Sproßverbände, die man gelegentlich zwischen den Mycetocyten liegen sieht, sind wohl auf solche Zellen zurückzuführen. Sie machen die hefenähnliche Natur der Pilze recht wahrscheinlich.

Die Infektion, die ich bereits 1912 in einer kurzen Mitteilung schilderte und 1918 ausführlich beschrieb, wird auf eine

---

1) Der Bau der Ovarien gleicht viel mehr dem der Cocciden als der Aphiden.

2) In einer soeben erschienenen Untersuchung über Parthenogenese bei Aleurodiden teilt dagegen Schrader (1920) mit, daß bei seinem amerikanischen Objekt (Trialeurodes) in den Mycetocytenkernen sich etwa doppelt so viele Chromosomen feststellen lassen, als in den übrigen Körperzellen, so daß offenbar doch Ähnliches vorkommt, wie bei Pseudococcus.

Weise durchgeführt, die unter all den mannigfachen Übertragungsweisen der Insektensymbionten bis heute ganz einzig dasteht. Bei allen Aleurodiden treten nicht freie Pilze in das Ei über, sondern ganze Mycetocyten. Im einzelnen folgt die Schilderung des Prozesses an der Hand von Schnitten durch Imagines von Aleurodes aceris. Er hebt an mit Beginn der Dotter- und Fettbildung im Ei. Zu dieser Zeit drängen sich vereinzelte Mycetocyten am hinteren Ende der Eizelle durch den Follikel in den Raum zwischen diesen und das Ei (Fig. 80*a*). Stellte dieser vorher wie an der übrigen Oberfläche, so auch hier ein regelmäßiges, ziemlich hohes Epithel dar, so werden nun die einzelnen Zellen weit auseinandergedrängt und stehen oft nur durch eine ganz dünne Haut noch miteinander in Verbindung. Die Einbruchsstelle aber ist, wie uns dies ja auch sonst schon oft begegnete, ganz eng begrenzt. Soweit der Follikel dem dünnen Eifortsatz noch anliegt, wird er nicht attackiert, sondern allein im Verlaufe der kurzen Strecke von dessen Ende bis zu der Ansatzstelle des zu dieser Zeit noch soliden Oviduktes. Anfangs findet man nur eine oder zwei Mycetocyten in diesem Raum, oft liegt eine oder die andere nach außen so dicht an, daß man vermuten möchte, sie sei im Begriff, ebenfalls den Follikel zu durchsetzen (*b*). Nirgends fand ich einen Anhaltspunkt dafür, daß die Mycetocyten die Follikelzellen durchbohren, sondern man kann als sicher annehmen, daß sie amöbengleich sich zwischen denselben durchzwängen können. Im ganzen treten allmählich auf solche Weise 9—10 Zellen über, die einmal durch Auseinanderdehnen des Follikels und ferner durch ein Zurückweichen des schlank ausgezogenen Eiendes den nötigen Platz in dem vorher engen Raum finden. Die Mycetocyten fügen sich in ihm nun dicht zu einem länglich ovalen Paket zusammen, das man als Infektionspatrone bezeichnen könnte, denn es bewegt sich bald nach vorne auf das Ei zu, welches vor ihm eine Nische bildend zurückweicht und dasselbe gleichzeitig mit den Rändern umgreift; hierbei gruppieren sich die infizierenden Zellen zu einer Kugel um (*c*, *d*). Wodurch diese Bewegung hervorgerufen wird, läßt sich nur vermuten. Möglicherweise spielen dabei Kontraktionen der Follikelmuskulatur eine Rolle; auch die Zellen, die die Mycetocyten vordem durchgelassen, haben wieder dichter aufgeschlossen und sind dabei höher geworden. Daß nicht etwa das Ei infolge seiner allmählichen Vergrößerung auf die Mycetocyten zu- und sie umwächst, läßt sich den Präparaten mit Sicherheit entnehmen, denn infolge der Vorwärtsbewegung wird der



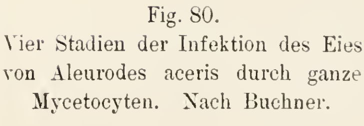


Fig. 80.
Vier Stadien der Infektion des Eies von Aleurodes aceris durch ganze Mycetocyten. Nach Buchner.

Raum, den sie ursprünglich einnahmen, frei und in eigentümlicher Weise weiter verwendet: er wird zu einem sich verengenden Kanal, den wir Infektionskanal nennen wollen, und bildet die Grundlage für das Stielchen, mit dem das abgelegte Ei auf die Blätter geklebt wird. Soweit die Follikelzellen dem Ei anliegen, haben sie zu dieser

Zeit erst ein dünnes Chorion abgeschieden. in dem Teil des Kanals, der an das Ei anschließt, wird der Sekretionsprozeß beträchtlich gesteigert und das Rohr mit einem dicken Mantel derselben Substanz versteift. Nach rückwärts zu nimmt diese Tätigkeit des Follikels wieder ab und wird im hintersten Teil auf ein Minimum beschränkt. In diesem Abschnitt schwillt zudem der Kanal allmählich blasenförmig an.

Diesen Vorgängen läuft eine sanfte Krümmung des Kanals parallel, die in ganz gesetzmäßiger Weise orientiert ist. Wir haben noch nicht erwähnt, daß die Mycetocyten nicht genau radiärsymmetrisch in das Hinterende des Eies eingepflanzt werden, sondern näher nach einer Seite, an der der freie Rand des Eies in eine scharfe Kante ausgezogen ist, während er nach der breiteren, gegenüberliegenden Seite in einen nach innen und außen abgerundeten Wulst übergeht. Die Krümmung geht nun stets nach dem breiteren Eirande zu vor sich. In der Folge, wenn das Ei allmählich legereif wird, wobei es dann auf dem Stadium der ersten Reifeteilung steht, steigert sich diese Krümmung so sehr, daß der Eistiel, nun beträchtlich verdickt und die zarte Blase noch viel schärfer abgesetzt, scharf abgeknickt und dem Ei dicht angedrückt wird. Der Follikel hat zu dieser Zeit seine Schuldigkeit getan und ist in Degeneration begriffen (Fig. 80*d*).

Die Mycetocyten haben sich während der ganzen Zeit nicht weiter verändert, ihre Kerne machen nach wie vor einen völlig gesunden Eindruck. Wenn auch das Ei noch ein bißchen mehr um dieselben herumgreift, zum Teil bleiben sie stets mit der Oberfläche in Berührung. Hier und da fand ich, wie bei den Aphiden freie Pilze, so hier ganze Mycetocyten verspätet im Follikel liegend. Wenn das Ei abgelegt wird, streckt sich der Eistiel wieder, und mit der Endblase, die offenbar klebrig ist, wird es auf der Unterlage befestigt. Derart legen die Tiere, an Ort sich nach jeder Eiablage ein wenig drehend, kleine Kränze und Girlanden ihrer Eier ab. Daß die Mycetocyten hierbei auch ihr gelbes Pigment beibehalten, davon kann man sich am lebenden Objekt mit der Lupe ohne weiteres überzeugen.

Die Bedeutung der Rückwärtswanderung des Mycetoms in der Puppe liegt nun auf der Hand. Der hier waltende Übertragungsmodus fordert dringend eine möglichst innige Mischung der Mycetocyten mit den Eiröhren; wo die Symbionten ihre Wohnstätten zum Zweck der Infektion verlassen müssen und von der Lymphe

an die Einfallspforte getragen werden, genügt eine relative Nachbarschaft beider Organe. Die parallel gehende Ortsveränderung im männlichen Geschlecht findet aber auch damit ihre Erklärung. Sie ist an sich überflüssig, wie etwa die rudimentären Brustdrüsen männlicher Säuger, wird aber, nachdem im weiblichen Geschlechte eine solche hier zweckmäßige Einrichtung erworben worden war, aus vererbungsmechanischen Gründen auch im anderen Geschlecht rekapituliert.

Nachdem wir den unter den Insekten ganz einzig dastehenden Bau des Aleurodes-Eies kennen gelernt haben, das stets 9 bis 10 intakte somatische Zellen enthält, müssen wir auf die Embryonalentwicklung derselben hinsichtlich der Mycetome sehr neugierig sein. Wenn anderswo im Tierreiche einer Eizelle Korperzellen beigegeben werden, so handelt es sich, wie bei Trematoden und Planarien, nur um eine äußerliche Beigabe reservestoffbeladener Zellen mit unter die Eischale oder in einen Kokon, oder um Zellen, die vor oder gleich zu Beginn der Entwicklung degenerieren und mit ihren spezifischen Derivaten das Plasma der künftigen Keimzellen beladen; auch an die eigenartigen Testazellen der Tunikaten wird man erinnert, auf die wir im Abschnitt über die Leuchtsymbiose zu sprechen kommen werden und von denen wir dann hören werden, daß sie wenigstens teilweise sehr nahe Vergleichspunkte mit den Mycetocyten im Aleurodes-Ei besitzen.

Werden diese nun, bevor die Furchung des Eies anhebt, zugrunde gehen oder werden sie vielleicht selbst wieder das Mycetom des neuen Tieres aufbauen, so daß wir vor dem Unikum stünden, daß ein bestimmtes Organ sich bei jeder geschlechtlichen Entwicklung nicht aus embryonalem Zellmaterial neu bildet, sondern auf ungeschlechtlichem Wege von dem entsprechenden mütterlichen Organ herleitet? Man könnte ja daran denken, daß es sich bei dem eben beschriebenen Infektionsvorgang tatsächlich um eine Art Explantation von Zellen aus einem lebensmüden Organismus in ein frisches, von Vergiftungsstoffen freies Medium handelt und sich dabei an die bekannten Transplantationsversuche von Mäusekarzinomen erinnern, die so tatsächlich viele Generationen lang den Tod ihrer Geschwisterzellen zu überdauern vermochten. Ist es doch so gut wie sicher, daß bei Insekten, die ein stark abgekürztes Imaginalleben besitzen und nach der Eiablage wie infolge eines Shocks sterben, nicht alle Gewebe in gleichem Maße gealtert und lebensuntüchtig sind, sondern ein Gehirntod das Absterben der übrigen Organe nach sich zieht.

Zunächst sieht es tatsächlich so aus, wie wenn die Mycetocyten dem Untergang durch ihre Wanderung entronnen wären. Während der Entstehung der Furchungskerne — ich benutzte zur embryologischen Untersuchung Aleurodes proletella, von der sich mühelos in der Natur das nötige Material sammeln läßt — bleiben die eingedrungenen Mycetocyten völlig unverändert. Der von ihnen eingenommene Teil wird auch hier, wenn die wenigen großen Furchungskerne zur Eioberfläche aufsteigen, notwendig von ihnen frei gelassen (Fig. 81). Wenn das Blastoderm gebildet ist, zieht es, die eine Hälfte derselben freilassend, etwa im Äquator um die Pilzkugel herum (*a*). Durch die Invagination des Keimstreifs, die hier etwas mehr seitlich einsetzt, wird sie abermals, wie bei Aphiden und vielen Cocciden, in Bewegung gesetzt und, von der Spitze getragen, nach dem vorderen Ende des Eies befördert (*b*). Bei der Krümmung des Schwanzendes der Embryonalanlage verhält sich Aleurodes hinsichtlich der Mycetocyten etwas anders als Icerya, von der wir die entsprechenden Phasen vordem geschildert haben. Dort blieben sie in dem engen Raum zwischen der Umschlagsstelle des Keimstreifs und dem vorderen Eipol auf der Abdominalseite liegen; hier gleiten sie auf die entgegengesetzte Seite und kommen wesentlich weiter hinten dicht am Amnion zur Ruhe (*c*). Daraus ergeben sich, wenn der Embryo umgerollt wird, auch entsprechende Verschiedenheiten, indem bei Icerya das Mycetom in seiner relativen Lage zur embryonalen Bauchregion verharrend mitwandern muß, bei Aleurodes dasselbe aber an Ort und Stelle verbleiben und den Abdominal- und Caudalteil des Embryos einwärts an sich vorbeistreichen lassen muß; in beiden Fällen ist aber ein dorsal im Abdomen gelegenes Organ das Resultat.

Während nun aber zu dieser Zeit die Pilzhaufen bei Icerya und den übrigen Schildläusen und Blattläusen längst in embryonale Zellen aufgeteilt worden sind, bleiben die mütterlichen Mycetocyten bei Aleurodes die längste Zeit der Entwicklung erhalten. Erst nach der Umrollung, unter Umständen auch erst in letzter Stunde vor dem Ausschlüpfen wird auf eigentümliche Weise ein Ersatz durch frische embryonale Zellen durchgeführt. Schon als der S-förmig gekrümmte Keimstreif angelegt war, und vereinzelt auch noch früher traten zwar große Kerne aus dem Dottersyncytium oder dem unteren Blatt stammend an den kugeligen Haufen von Mycetocyten heran, aber in diesem machten sich noch keine Veränderungen bemerkbar. Dies ist erst der Fall um die Zeit der Um-



Fig. 81. Entwicklung des Eies von Aleurodes proletella. Nach Buchner.

rollung: kurz vor, während oder nach derselben schwinden die Zellgrenzen zwischen ihnen und tritt eine zentrale, pilzfreie Plasmazone auf, auf die die Kerne, ihre Pilze verlassend, zustreben (Fig. 82*a*). Die Zone macht den Eindruck der Degeneration, indem sie, meist stärker färbbar, alle möglichen Brocken in sich führt. Gleichzeitig drängen sich rundum die anliegenden Kerne mit ihrem spärlichen Plasma zwischen die verlassenen Pilze ein (*b*). Es ist, wie wenn sich durch eine Türe eines Raumes jemand entfernt und gleichzeitig durch die gegenüberliegende Türe der Nachfolger eintritt. Zu dieser Zeit wächst das Organ bereits in die Breite und zeigt in der Mitte eine Furche, die durch die Lage des nun schon entwickelten Darmes und der Malpighischen Gefäße bedingt ist. Auch nehmen die neuen Mycetocytenkerne an Zahl zu. Ein späteres Stadium zeigt Fig. 83*a*. Um die Kerne treten allmählich Zellgrenzen auf, die am längsten nach der Mitte zu fehlen und die Pilze werden damit auf einzelne Territorien aufgeteilt. Noch aber liegen alle alten mütterlichen Mycetocytenkerne in dem zentralen Syncytium, ja sie sehen eher erholter, saftreicher aus als vordem. Auch haben sie, früher vieleckig, nun wieder eine schöne runde Gestalt bekommen, doch ein deutlicher Hinweis, daß die abweichenden Formen der Mycetocytenkerne unter dem direkten Einfluß der Symbionten entstehen, ja neben embryonalen Mycetomen, die die zu erwartende



Fig. 82. Beginn der Degeneration der alten Mycetocyten und Übernahme der Symbionten auf neue embryonale Zellen (Aleurodes proletella). Nach Buchner.

Kernzahl, etwa zehn, zeigen, finden sich solche, die ganze Haufen wesentlich kleinerer Kernchen im Zentrum führen, mit anderen Worten, die Kerne vermehren sich manchmal noch auf sicher amitotischem Wege, wie dies ja auch sonst bei dem Untergang verfallenen Zellen häufig vorkommt. Auf nicht selten zwischen den Kernen und auch inmitten der Pilze zu dieser Zeit sich einstellende zahlreiche schlanke Stäbchen, von denen ich nicht entscheiden kann, ob sie Mitochondrien, Bakterien oder sonst etwas sind, und die in der Folge wieder restlos schwinden, sei der Vollständigkeit halber aufmerksam gemacht.[1]



Fig. 83. Übernahme der Symbionten von Aleurodes proletella auf neue Zellen und Austreten der alten aus dem Mycetom. Nach Buchner.

Wie gelangen nun aber die lebensmüden Elemente aus dem jugendfrischen Organ heraus? Die Abbildung Fig. 83 *b* gibt eine Vorstellung davon; sie stellt einen Sagittalschnitt durch einen Aleurodesembryo dar, so daß oben das sich in das Mycetom eindrückende Darmepithel getroffen wurde. Man erkennt nun, daß zu dieser Zeit der vordem allseitig schließende Ring der Mycetocyten in der dorsalen Mittellinie eine Öffnung läßt und daß durch diese Kerne und Plasma heraustreten! Manchmal kann man auch an einer anderen Stelle, etwa der Ventralseite, einen Kern das Weite suchen sehen, ihr

1) In der oben schon erwähnten Untersuchung macht Schrader (1920) auch Mitteilung von seltsamen fadenförmigen, zum Teil spiraligen, manchmal gar quergebänderten Einschlüssen, die sich in sich teilenden Mycetocyten finden. Über ihre Natur vermag ich mich nicht zu äußern, offenbar handelt es sich um etwas Ähnliches.

endgültiges Schicksal aber ist sicherlich jedesmal die Degeneration in dem umgebenden Fettgewebe. Hier trifft man zu dieser Zeit auch leicht in nächster Nähe des Pilzorganes auf Kerndegenerate und zum Teil dürfen wir sie als identisch mit den Resten der mütterlichen Elemente ansehen.

Merkwürdigerweise zeigen diese aber manchmal eine stärkere Widerstandskraft gegen die eindringenden Zellen, als hier geschildert. Ich habe gelegentlich Tiere gefunden, bei denen die Bildung des zentralen Syncytiums noch nicht eingeleitet war, obwohl sie kurz vor dem Schlüpfen standen. Die Ersatzzellen haben sich aber auch hier um die Pilze versammelt, ziemlich stark vermehrt und offenbar infolge der eingetretenen Hemmung ein sonst nicht vorkommendes regelrechtes Epithel gebildet.

Erst in der ausgeschlüpften Larve kommt es bei fast allen Arten zu einer vollkommenen Zerschnürung des Mycetoms in einen rechten und linken Abschnitt; nur das Männchen einer auf Buchenblättern häufigen Art macht hierin eine Ausnahme. Die Mycetocyten vermehren sich dabei lebhaft mittels Mitosen, die Organe nehmen an Größe zu und umwachsen eine Anzahl der dorsoventralen Muskeln.

Machten schon die Infektionsverhältnisse und die Entwicklungsgeschichte die Aleurodiden zu einem der interessantesten Objekte unter den Insekten mit intrazellularer Symbiose, so kommt noch dazu, daß hier allein merkwürdig häufig Störungen im Zusammenleben der beiden Partner auftreten. Ist bereits in normalen Tieren die Gestalt der Mycetome eine sehr wechselnde, so fehlt jede Gesetzmäßigkeit in erkrankten Larven. Unter Umständen trifft man auf auffallend dunkle, orangefarbene Exemplare unter ihnen, vor allem bei Aleurodes proletella. Untersucht man sie genauer, so ergibt sich, daß sie abnorm gestaltete Mycetome besitzen und daß der orangefarbene Stoff, der sich sonst ausschließlich in ihnen findet, den übrigen Körper mehr oder weniger stark überschwemmt hat. Beide Teile des Mycetoms können, wenn die Abänderung eine geringe ist, gesondert bleiben und sich unregelmäßig vergrößern; gerne aber vereinigen sie sich, werden mehr an die Geschlechtsöffnung gedrängt und wachsen von hier im Bogen beiderseits nahe am Körperrand oft sehr weit nach vorne. Ganze Zellgruppen lösen sich dann vom Organ ab, ja unter Umständen, ich habe einen solchen Fall (1918) von einer Aleurodes-Art auf Ahorn abgebildet, zersplittert es vollkommen in zahlreiche kleine Häufchen, die hier in zwei Bögen geordnet bis in die Thorakalregion vordringen.

Untersucht man solche Tiere auf Schnitten, so findet man, daß das orangefarbene Pigment fast überall abgelagert wird. Besonders bevorzugt ist hierbei das Nervensystem, das oberflächliche Körperepithel und der Verlauf der Tracheen. Das Fettgewebe und den Darm habe ich bis jetzt stets frei gefunden, anfangs auch die Malpighischen Gefäße, bis mir neuerdings auch hier eine starke Füllung mit den Granulis begegnete. Daß beide Faktoren, Hypertrophie des Mycetoms und Überproduktion des unbekannten Farbstoffes, kausal verknüpft sind, darüber kann kein Zweifel bestehen. Wenn der Zusammenhang zwischen den Pilzfunktionen und der Pigmentablagerung nicht schon aus dem steten Zusammentreffen beider deutlich genug hervorginge — bei den Psylliden und Cicaden wird es uns wieder begegnen —, würden es diese kranken Tiere erweisen. Ob jedoch die sichtlich gesteigerte Vermehrung der Symbionten der primäre Anlaß zur Erkrankung oder nur eine Folge des gestörten Stoffwechsels ist, kann natürlich nicht entschieden werden; die Tiere zeigen weitgehende Veränderungen, wenn die Erkrankung einen heftigeren Grad annimmt, vor allem erscheint die mittlere Körperpartie stark aufgetrieben. Jedenfalls aber ist es wertvoll, durch diese Erscheinungen auch einmal daran erinnert zu werden, daß offenbar normalerweise ununterbrochen regulatorische Einflüsse von seiten des Wirtes wirksam sind, die die Gleichförmigkeit der Erscheinungen bedingen, und daß nicht im Zaume gehaltene Symbionten die ihnen sonst gezogenen Grenzen leicht überschreiten können.

e) Psylliden

Daß auch die Psylliden ein dem Pseudovitellus entsprechendes Organ besitzen, geht erstmalig aus den Untersuchungen Metschnikoffs über Insektenembryologie hervor (1866); er konnte auch hier bereits ein wesentliches Merkmal seiner Entwicklung feststellen, wenn er zu dem Schluß kam, daß es „nicht aus dem Ei, sondern einem Teile des mütterlichen Körpers seinen Ursprung nimmt.“ Wenn er ferner sah, daß während des Eiwachstums an den hintersten Follikelzellen tiefgreifende Veränderungen vor sich gehen, indem die vorher deutlich differenzierten Zellen zu einer strukturlosen Masse werden, die sich scharf gegen die übrigen abgrenzt und eine mehr kugelige Gestalt annimmt, so hat er tatsächlich die Deformationen gesehen, die die zunächst infizierten Follikelzellen erleiden. Schließlich wird aus ihr ein kugeliges Gebilde formiert, das sich nach

vorne in den Eidotter schiebt; es scheint ihm aus zahlreichen Eiweißkörperchen zu bestehen.

Auch von der Entwicklung des Mycetoms sah er einiges. Wenn das Blastoderm sich gebildet hat, so erscheinen auch in der Pseudovitellusanlage Zellen, die durch eine sie umhüllende Körnerschicht ein rötliches Aussehen bekommt. Später geht das anfangs runde Organ in das Abdomen ein und nimmt hier an Größe, insbesondere an Breite, zu. In älteren Embryonen bildet es jederseits drei Lappen aus.

Witlaczil bestätigte (1885) diese Angaben Metschnikoffs, die tatsächlich in ihren Grundzügen völlig richtig sind und heute ohne weiteres entsprechend den analogen Erscheinungen an anderen Phytophthiren umdeutbar sind. Überall findet auch er bei den Psylliden den gelappten Körper wieder, topographisch eng mit Darm und Gonaden verknüpft. Wie schon sein Vorgänger, konstatiert er zweierlei Zellsorten, eine epitheliale, rötlich gefärbte Schicht und eine innere, größere, hell und sehr feinkörnig, mit kaum zu unterscheidenden Zellgrenzen. Manchmal ist dieselbe aber auch von größeren Bläschen erfüllt, wie solche durch Fettextraktionen entstehen. Auch er läßt das Organ sich im Ei anlegen, wo, ähnlich wie bei Aleurodes, ein Eistielchen erscheint.

Auch hier waren es Pierantoni und Sulç, die die wahre Natur des Organes erkannten; genauere Angaben hat nur der letztere an der Hand zerzupfter Organe von Aphalara caltha gemacht. Dabei stieß er auf ein Phänomen, das uns hier — von den Angaben Krassiltschiks und Peklos bezüglich Aphiden abgesehen — zum ersten Male begegnet, bei Cicaden und Cicadelliden aber weiterhin beschäftigen wird. Es fanden sich nämlich in dem Mycetom zwei einander zwar recht ähnliche, aber doch deutlich auseinanderzuhaltende Sorten von Symbionten und eine dritte, völlig von diesen verschiedene. Die beiden ersten sind unregelmäßig gestaltete, meist spindelförmige, durch zarte Fortsätze zusammenhängende Sproßverbände bildende Formen mit vielen kleinen metachromatischen Körperchen, die sich nur durch die verschiedene Größe unterscheiden; die dritte aber erinnert mehr an die Aphidensymbionten, ist rund und vermehrt sich durch Querteilung und Knospung. Die Sproßverbände, die dabei entstehen, hängen ziemlich breit zusammen. Bei Psylla Foersteri ergab sich eine andere, ganz spezifische, länglich ovale Symbiontenform.

Daß bei Aphalara calthae die rundlichen und die spindelförmigen Pilze zwei ganz verschiedene Organismen sind, darüber

besteht nach Sulç kein Zweifel, ob dagegen die beiden ersteren nur verschiedene Entwicklungszustände einer Art sind, muß er offen lassen.

1912 habe auch ich mich mit Psylliden beschäftigt und einerseits das bisher Mitgeteilte bestätigen, andererseits in einigen Punkten die Kenntnis weiter fördern können. Der Bau der Mycetome war noch nicht hinreichend genau beschrieben. Bei einer auf Weiden lebenden Psyllidenlarve stellte er sich derart dar, daß zuinnerst ein Syncytium mit zahlreichen darin zerstreuten Kernen lag, darum eine meist einschichtige Lage von großen Mycetocyten zog und das Ganze oberflächlich von einem stark abgeplatteten pilzfreien Epithel umhüllt war. Das bei den einzelnen Arten im Ton schwankende, uns nun schon von Aleurodes und Pseudococcus bekannte rötliche oder gelbliche Pigment ist sowohl in diesem äußersten Überzug als auch in den Mycetocyten selbst lokalisiert, bei dem genannten Objekt bevorzugt es das Mycetosyncytium. Untersucht man den Inhalt der zwei verschiedenen von den Symbionten bewohnten Regionen, so ergibt sich die interessante Tatsache, daß dieser jeweils besonders geartet ist und verschiedenen Symbiontenformen entspricht. Leider hatte ich damals unterlassen, Zupfpräparate vom lebenden Objekt herzustellen, um sie schärfer charakterisieren zu können; in der Randzone sind sie kleiner, gedrungener und dicht gehäuft, in der Markzone mehr wurstförmig und oft in stark vakuolisiertes Plasma locker eingelagert. Auch die Dichte des eigenen Plasmas läßt sie auseinander halten. Um welche der von Sulç gesehenen Formen es sich dabei handelt, kann ich nicht sicher unterscheiden, vermute aber, daß sie den beiden sich so nahestehenden entsprechen. Eine andere, auf der Esche gesammelte Psyllide, Psylla fraxinicola, ließ eine gleiche räumliche Sonderung zweier verschiedener Pilze erkennen (Fig. 84). Hier scheinen jedoch nur in Larven die Zonen so regelmäßig in Rinden- und Markregion geschieden zu sein. Breest hat geschlechtsreife Tiere (1914) untersucht und findet hier oft die letztere, die bei dieser Art viel schlankere Schläuche enthält, an die Oberfläche reichend und die Zellen der ersteren in das Syncytium einsinkend.

Mitosen begegnet man in den Mycetocyten nicht selten.

Daß die beiden Pilzformen selbständig nebeneinander leben, und nicht ineinander übergehende Zustände in ihnen zu sehen sind, lehrt die Übertragungsweise. Wir greifen etwas dem Gange der Darstellung voraus, wenn wir mitteilen, daß bei den Cicaden und

Cicadelliden sich ebenfalls ständig zweierlei Symbionten finden und diese nebeneinander auch bei der Infektion zu verfolgen sind (Buchner 1912). Diese Tatsache gestattete auch auf die Psylliden einen entsprechenden Rückschluß und die Beobachtungen, die Breest über die Infektion des Psylliden gemacht hat, bestätigen ihn. In geschlechtsreifen Tieren liegen der Oberfläche vielfach Mycetocyten an, die nicht mehr die langen, verschlungenen Schläuche enthalten, sondern stark verkürzte, daher auch plumpere und sich besonders intensiv färbende Pilze, die den spezifischen Infektionszuständen entsprechen, die wir von Icerya und Pseudococcus kennen lernten. Sie verlassen das Mycetom und gelangen durch den Follikel in den Raum zwischen diesem und dem Eiende; hier findet man sie jedoch durchsetzt von Pilzen mit anderem Habitus, die vor allem kleiner und blasser sind. Wir werden nicht fehlgehen, wenn wir in ihnen die Repräsentanten der Bewohner des Syncytiums sehen, die einen entsprechenden, für die Infektion nur zweckmäßigen Verkürzungsprozeß durchgemacht haben und dadurch, daß dasselbe im geschlechtsreifen Tier an die Oberfläche reicht, auch leicht aus ihm heraustreten können. In der Pilzkugel, die schließlich vom Ei aufgenommen wird, liegen beide Sorten durcheinander. Leider hat man noch nicht verfolgen können, wie sie sich im Laufe der Embryonalentwicklung des Mycetoms wieder voneinander sondern und von verschiedenen Zellen aufgenommen werden.

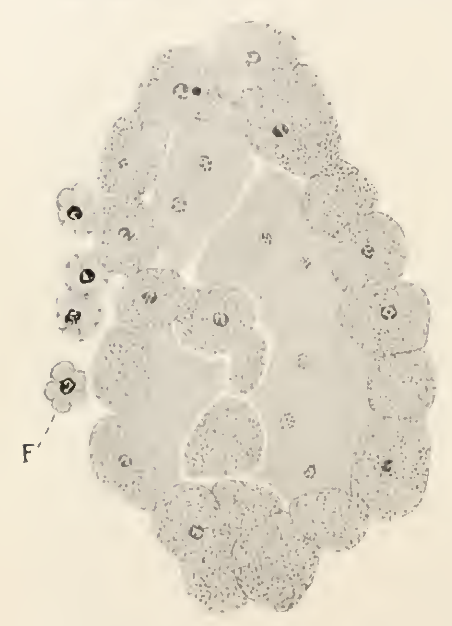


Fig. 84. Stück des Mycetoms einer auf der Esche lebenden Psylla spec. mit zentralem Syncytium und peripheren Mycetocyten. Nach Buchner.

Noch komplizierter gestaltet sich die Sachlage dadurch, daß ähnlich wie bei Aphalara calthae Sulc, so auch ich bei der erstgenannten Art noch einen dritten, ganz abweichend gestalteten Pilz vorfand, der hier an schlanke, zigarrenförmige Hefepilze erinnerte, wie wir sie von den Schildläusen her kennen, und wie

diese das Fettgewebe durchsetzt. Ich vermag jedoch von ihm nicht mit Sicherheit zu sagen, ob wir ihn als Symbionten bezeichnen dürfen; dagegen spricht, daß er in schwankender Menge vorzukommen schien, dafür, daß einmal auch Sulç bei Aphalara drei Formen fand und daß wir im folgenden Abschnitt von Cicaden hören werden, die außer ihren Mycetombewohnern ähnliche Hefen im Fett und in der Lymphe führen, die unzweifelhafte, sich an der Infektion beteiligende Symbionten darstellen. Leider kennen wir aber diese bei einer mit drei verschiedenen Pilzformen verquickten Psyllide noch nicht. Überhaupt verdiente diese Gruppe noch eine eingehendere Untersuchung.

Über die mutmaßliche Natur der Symbiose mit zwei nahestehenden, ein Mycetom bewohnenden Pilzen werden wir uns noch zu äußern haben, wenn wir die übrigen, ähnlich gelagerten Fälle kennen gelernt haben.

f) Cicadarien

Über die symbiontischen Organe der Cicadarien, der Zirpen, jener gestalten- und farbenreichen Gruppe, die sich vor allem in den Tropen entfaltet hat, und deren Vertreter ebenfalls durchweg Pflanzensäfte saugen, war bis vor kurzem recht wenig bekannt. Während sich über die der Phythophtiren auch schon, bevor man ihre Natur erfaßt hatte, eine reiche Literatur angesammelt hatte, lagen hier Sulç und Pierantoni, die ja auch bei diesen Tieren unabhängig voneinander die entscheidenden Entdeckungen gemacht hatten, nur spärliche Angaben älterer Autoren vor. Bei Cicada septemdecim hatte Heymons (1899) ein seltsames, beiderseits im Abdomen liegendes Organ beschrieben und über seine Entwicklung wertvolle Beobachtungen gemacht, und von den Schaumcicaden, Aphrophora spumaria, kannte man ein paariges, ebenfalls im Abdomen befindliches Gebilde unbekannter Bedeutung (Porta 1899), in dem Guilbeau (1908) akzessorische Geschlechtsorgane sehen wollte. Letzteres beschrieb dann Pierantoni (1910), Sulç (1910) ein ähnliches von Ptyelus lineatus als Pilzorgan; Sulç danken wir auch die einzigen über andere Cicadelliden und Fulgoriden vorliegenden Mitteilungen, sowie eine alsbald (1910) folgende Darstellung der Verhältnisse bei Cicada orni. Daß den Heymonsschen Schilderungen nur ein symbiontisches Organ zugrunde liegen konnte, hatten die beiden Autoren schon vorher erkannt. In meiner ersten Symbiontenstudie (1912) konnte ich dann noch Einzelheiten zum Bau

der Mycetome von Aphrophora und Cicada beisteuern und vor allem durch eine genaue Darstellung der Infektionsvorgänge bei einer Anzahl Formen eine wesentliche Lücke ausfüllen.

Betrachten wir zunächst die Cicadelliden etwas genauer. Die im Sommer überall zu findenen, Schaum erzeugenden Larven der kleinen Schaumcicaden sind ein vorzügliches Objekt, um sich ein komplizierteres Mycetom zu veranschaulichen. Schon im Leben kann man es hier ohne weiteres sehen, wenn man die zarte Larve von dem Schaume befreit; ein bald schön karminrotes, bald mehr gelbliches Organ schimmert dann beiderseits im Abdomen durch. Sulç erkannte zuerst, daß dieses tatsächlich aus zwei gesonderten, verschiedene Pilze enthaltenden Abschnitten besteht. Bei Ptyelus (Philaenus) lineatus L. beschreibt er es als eine rote, vom Ende des dritten bis zum Anfang des sechsten Hinterleibssegmentes dicht unter der Hypodermis ziehende Masse von etwa $^1/_2$ mm Länge, die bald annähernd oval, bald lappig oder hantelförmig ist und von einem starken, vom vierten Bauchstigma ausgehenden Tracheenast reichlich mit Luft versorgt wird. Auf Schnitten erkennt man erst deutlich, daß es jederseits aus zwei verschiedenen Abschnitten besteht, einem größeren, intensiv roten und einem kleinen, ohne nähere Beziehungen darunterliegenden, mehr ockerfarbenen. Der erstere ist aus zwei verschiedenen Zellsorten aufgebaut, einer pilzfreien, die eine oberflächliche Umhüllung bildet, und deren Plasma mit den roten Farbkörnchen gefüllt ist, und einer Symbionten führenden, die die zentralen Teile füllt. Die Pigmentzellen der Rindenschicht sind nach Sulç lebhaft amöboid beweglich und lassen, je nachdem sie sich abrunden oder feine sternförmige Fortsätze aussenden, das Organ dunkler oder mehr rosa erscheinen. Auch in die Markschicht senden sie solche Ausläufer hinein, ja selbst mitten in ihr findet man die eine oder andere kernhaltige Pigmentzelle. In den eigentlichen Mycetocyten drängen sich rundliche oder bohnenförmige Pilze derart, daß es zu einer allseitigen Einbuchtung des Kernes kommt. Legt man sie durch Zerzupfen frei, so kommen mannigfach gestaltete Sproßverbände zum Vorschein, oft lange Ketten stellenweise nur durch dünne Fäden verbundener grobvakuolisierter Zellen, die teils dadurch entstehen, daß diese sich quer durchschnüren, teils indem seitenständige Sprosse gebildet werden. Die Querteilung geht hierbei auf eine ganz ungewöhnliche Weise vor sich, da die neue Zellwand sich nicht rundum gleichmäßig vorschiebt, sondern keilartig nur von einer Seite her einschneidet. An der Spitze des Keiles, der an

einer Zelle gleichzeitig an mehreren Stellen auftreten kann, bleiben die Tochterzellen dann zusammen hängen.

Der mehr gelbliche Abschnitt ist völlig abweichend gebaut. Er besteht aus einem Syncytium, dessen Kerne ebenfalls zackig geworden sind und das kein umhüllendes Epithel besitzt. Die Pigmentkörnchen, die ihm seine Farbe verleihen, sind hier auf die feinen Plasmamaschen verteilt, die nicht minder zahlreiche Pilze umschließen. Diese aber unterscheiden sich von denen des größeren Mycetoms in einer Reihe von Punkten; vor allem sind sie kleiner (etwa $^1/_3$), sie teilen sich zwar ebenso durch einseitige Zellwandbildung, aber es werden keine die Tochterzellen trennenden Fäden gebildet, sondern diese bleiben an der zuletzt zerschnürten Stelle miteinander in Berührung. Ob beides nur verschiedene Zustände aus dem Entwicklungskreis ein und derselben Art darstellen oder ganz selbständige Formen sind, läßt Sulc dahingestellt.

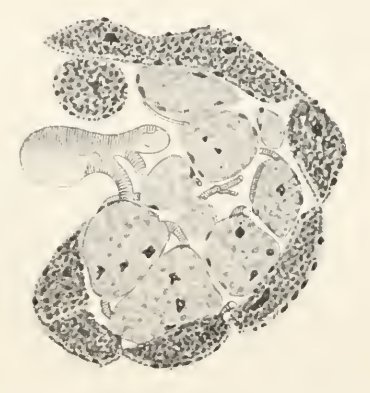


Fig. 85. Querschnitt durch ein Mycetom von Aphrophora salicis. Nach Buchner.

Aphrophora spumaria hat nach ihm ein ganz ähnlich gebautes, ockergelbes, Aphrophora alni und salicis jedoch ein viel weniger kompaktes, sondern mehr in einzelne Abschnitte zerlegtes Organ. Die wenigen Worte, die Pierantoni den Symbionten von Aphrophora spumaria widmet (1910), lassen erkennen, daß er ebenfalls zwei verschiedene Typen von Mycetocyten zu Gesicht bekam, aber der Meinung war, daß die mit kleineren, mehr länglichen und stärker färbbaren Pilzen gefüllten Zellen ähnlich wie bei manchen Cocciden infektionsbereite Zustände seien.

Die von mir genauer untersuchte Aphrophora salicis (1912) besitzt ein etwas abweichend gebautes Mycetom, insofern als die Vereinheitlichung einen Schritt weitergegangen ist (Fig. 85). Wieder sind zwei Pilzformen räumlich getrennt vorhanden, von denen eine in gesonderten Zellen wohnt und von einem eigenen, nur Pigment enthaltenden Epithel umhüllt wird und die andere in kleinen Syncytien getroffen wird, die eines Epithels entbehren. Aber diese letztere Wohnstätte ist viel beträchtlicher entfaltet und wird von der ersten Sorte nahezu allseitig umhüllt. Nur nach innen zu bleibt eine Unterbrechung, die den Tracheen, die sich in dem zentralen Abschnitt besonders

verästeln, den Eintritt gestattet. Es folgen also von außen nach innen erst das pigmentierte, pilzfreie Epithel, dann eine ebenfalls nur wenige Zellen starke zweite Zone von Mycetocyten und eine zentrale Region, die aus einer ganzen Anzahl kleiner nur wenige Kerne enthaltender Mycetosyncytien zusammengesetzt ist. Dieser Fortschritt wird sich als wichtig herausstellen, wenn wir den Bau der höchstkomplizierten Cicadenmycetome betrachten. Die zweite Zone enthält plumpe, wurstförmige, die dritte schlankere, weniger stark färbbare Pilze (auf Schnitten, Zupfpräparate wurden nicht studiert).

Damit ist das, was wir über die Pilzorgane der Cicadelliden wissen, nahezu erschöpft; es ist nur noch anzufügen, daß Sulc auch eine Anzahl Iassiden flüchtig prüfte und überall „Mycetocyten und Mycetome" fand, so bei Allebra-, Doratura-, Athysanus-, Idiocerus- und Bythoscopus-Arten; eine Ausnahme machte hiervon aber merkwürdigerweise Macropsis lanio, die ganz ähnlich wie die Lecaniinen in der Lymphe frei flottierende Hefezellen enthielt, die Sulc des genaueren als länglich eiförmig, an einem oder beiden Enden zugespitzt und terminale Knospen bildend beschrieb.

Von Membraciden teilt er nur mit, daß er bei Gargara genistae keine freien Symbionten fand, so daß man ebenfalls ein Mycetom vermuten darf.

Auch das Wenige, was von Fulgoriden bekannt ist, geht auf ihn zurück; bei Cixius nervosus L. traf er keine frei flottierenden Pilze, wohl aber in Massen bei Conomelus limbatus Fab. Es handelt sich offenkundig auch um Saccharomyceten, eiförmige oder elliptische Zellen mit polarer oder seitlicher Knospung. Es wäre interessant, hier etwas über die Symbiose bei den großen tropischen Vertretern zu erfahren, insbesondere dem bekannten Laternenträger von Surinam.

Gut unterrichtet sind wir dagegen wieder über die Mycetome einiger Cicaden, die von Sulc und mir studiert wurden. Cicada orni Am. besitzt ebenfalls zwei verschiedene Symbionten, die jedoch hier ganz verschiedener Natur sind und völlig gesonderte Wohnstätten besitzen. Ein Organismus lebt hier in Mengen in den Fettzellen, und zwar nach Sulc vornehmlich in dem Fettgewebe der hinteren Regionen des Körpers, ohne daß er auch frei in der Lymphe treibe. Es handelt sich wieder um eine schlanke tränen- bis zigarrenförmige Hefe, die manchmal auch durch terminale Knospung längere

Sproßverbände entstehen läßt und die riesigen Fettzellen in oft erstaunlichen Massen nach allen Richtungen erfüllt. Ich verweise auf Abbildungen, die ich hiervon in meiner ersten Symbiontenstudie gegeben habe. Daneben kommen aber auch Zellen vor, die nicht so ausschließlich den Symbionten dienen, sondern auch noch Fett enthalten, ferner große Massen an Uraten und einiges Glykogen, so daß sich hier ein buntes Durcheinander bietet. Sie vermögen also offenbar sehr wohl von einer Zelle in die andere überzutreten.

Dem zweiten Insassen der Cicada orni aber wird ein eigenes Organ als Wohnung reserviert. Dicht in das Fettgewebe des Abdomens eingebettet, liegt hier in der Region des siebenten und achten Segmentes jederseits ein ganzes Häufchen runder, farbloser Kügelchen, die durch sich aufteilende Äste einer starken, ausschließlich in ihren Dienst gestellten und im siebenten Stigmenpaar entspringenden Trachee zu einem traubenartigen Bilde zusammengehalten werden (Fig. 86). Sulç irrte, als er in jedem von ihnen eine Mycetocyte sah (1910); tatsächlich fand ich den Bau, als ich ihn genauer studierte, viel komplizierter (1912). Jede Kugel ist als ein Mycetom aufzufassen, das aus einer pilzfreien Rinde in Gestalt eines einschichtigen Epithels mit ziemlich flachen Zellen und einer zentralen Zone besteht, die von einigen wenigen großen Syncytien zusammengesetzt ist, in welchen zahlreiche, vielgestaltige Kerne zerstreut sind und die Pilze sich nach allen Seiten drängen (Fig. 87).



Fig. 86. Cicada orni-larve mit den Mycetomen. Nach Šulç.

Die Sauerstoffversorgung derselben ist eine ganz vorzügliche. Die Tracheen umspinnen nicht nur oberflächlich die einzelnen Mycetome, sondern dringen vielfach in das Epithel mit starken Ästen ein, welche dann feine Kapillaren in das Syncytium und unmittelbar zwischen die Symbionten hinein aussenden. Die umhüllenden Zellen führen eigentümliche Plasmaeinschlüsse, über deren Natur leider ebensowenig etwas bekannt ist, wie über das sonst gewöhnlich an entsprechender Stelle vorhandene gelbe oder rötliche Pigment. Es handelt sich um eine meist dünne oder plumpe Ringe, manchmal aber auch scheinbar Stäbchen oder Fädchen bildende Substanz, die wechselnd reichlich entwickelt, sich vor allem an dem ovalen, chromatinreichen Kerne zu einem Haufen sammelt und deren mikrochemische Untersuchung sich wohl lohnen würde, da dadurch

vielleicht einiges Licht auf die Funktionen der Symbionten fiele, mit der sie zweifellose Beziehungen hat. Bei den Imagines ändert sich das Bild des Epithels insofern etwas, als nun ein regelrechter Stäbchensaum entwickelt wird und das darunterliegende Plasma, frei von Einschlüssen bleibend, eine parallelfaserige Struktur bekommt,

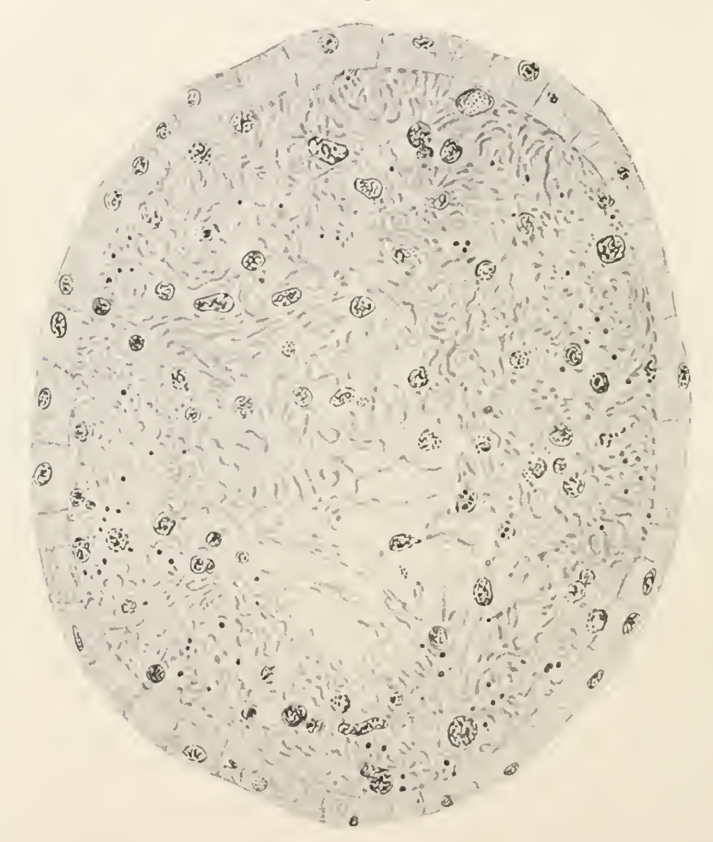


Fig. 87. Einzelnes Mycetom von Cicada orni, im Schnitt. Nach Buchner.

also Charaktere auftreten, die für resorbierende wie sezernierende Zellen bezeichnend sind.

Ich habe zum Vergleich zwei weitere, leider unbestimmt gebliebene, exotische Cicaden herangezogen, eine japanische Form und eine afrikanische, aus Liberia stammend. Die erstere steht Cicada orni recht nahe. Auch hier lebt zunächst ein typischer Hefepilz im Fettgewebe, morphologisch allerdings von dem dortigen wohl unterschieden, indem er runde oder höchstens breit tränen-

förmige Gestalten annimmt und eine relativ sehr große Vakuole führt (vgl. Fig. 90), auch keine kettenartigen Sproßverbände, sondern büschelförmige, etwa an ein Kleeblatt erinnernde erzeugt. Die Mycetomgruppen sind in gleicher Weise zu finden, der histologische Bau aber weicht insofern ab, als die pilzfreie Rindenschicht nicht von einem einschichtigen Epithel dargestellt wird, sondern aus einem schmalen Syncytium besteht, in dem häufig zwei Kerne übereinander zu liegen kommen. An Stelle der Ringe und Scheiben fand ich hier kleine Körnchen, die je in einer Plasmawabe eingeschlossen sind (ich verweise auf Taf. 8, Fig. 1 meiner Symbiontenstudie 1). Die zentrale Partie wird auch bei diesem Tier von einem Mycetosyncytium eingenommen, das massenhaft unregelmäßig gestaltete Kerne einschließt. Interessanter ist die Cicade aus Liberia. Denn bei ihr sucht man zwar im Fett vergebens nach Hefepilzen, wohl aber enthalten die ähnlich gruppierten Mycetome zwei verschiedene Pilze. Wieder sind die Teilmycetome von einem einschichtigen Epithel umgeben, das hier teils ringförmige, teils körnchenförmige Konkremente führt, darunter aber folgen noch zwei weitere Zonen, eine zweite in Form einer Kugelschale, aus einem Syncytium aufgebaut und von dem einen Symbionten bewohnt und eine riesige zentrale, von dem anderen besiedelt (Fig. 88). Beide Teile sind räumlich scharf getrennt, nie kommt unter normalen Bedingungen eine Vermengung der Symbionten vor; während im peripheren Syncytium die Kerne wahllos zerstreut sind, sind sie im zentralen Syncytium nach einem gewissen Gesetz angeordnet, indem sie Reihen bilden, die von der Peripherie annähernd nach einem Punkt ziehen, an dem sich, wie wir sehen werden, die Pilze vor der Infektion mischen; jedenfalls streben sie im großen und ganzen von der Oberfläche nach den mittleren Regionen. Die einzelnen Kerne werden dabei durch zusammenhängende Straßen dichteren Plasmas verbunden, die von den Pilzen gemieden werden. Diese Anordnung hängt nach meiner Auffassung mit der hier ins Riesenhafte gesteigerten Größe des Syncytiums und den damit verbundenen größeren Anforderungen an eine hinreichende Sauerstoffversorgung zusammen. Denn diese Plasmabahnen stellen Wege dar, auf denen die feineren Verzweigungen der durch das Epithel in das periphere Syncytium vordringenden Tracheenäste (s. Fig. 88 oben!) nach dem Zentrum der einzelnen Mycetome vordringen.

Wir betrachten die mycetombewohnenden Pilze jetzt erst genauer, weil die Wandlungen, die wir dabei allemal bei ihnen fest-

stellen werden, uns unmittelbar zur Infektionsweise hinüberleiten werden. Sie haben mit den freien Hefen nichts gemeinsam, schließen sich jedoch morphologisch und in ihrem Verhalten an die ja ebenfalls Mycetome bewohnenden Symbionten der Psylliden und Cicadelliden an. Bei Cicada orni konnte ich Larven verschiedenen

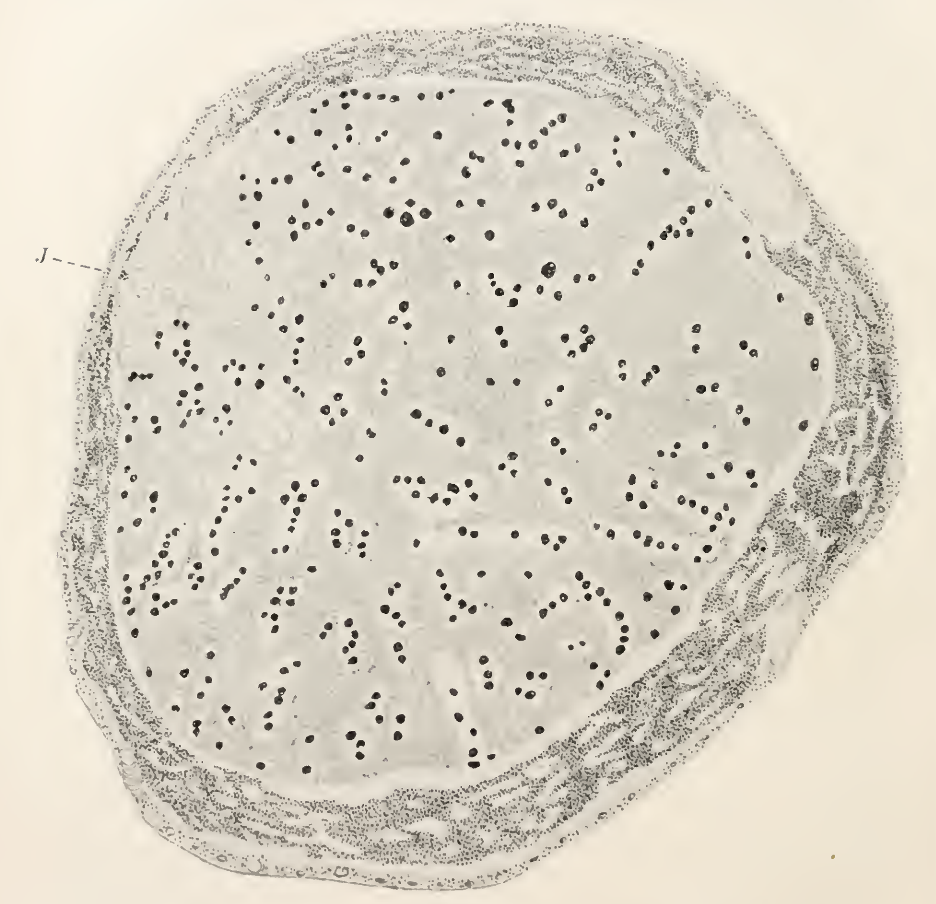


Fig. 88. Mycetom einer afrikanischen Cicade mit zwei getrennt wohnenden Symbionten. Nach Buchner.

Alters und Imagines vergleichen und dabei zeigen, daß die Symbionten einen regelmäßigen Formwechsel durchmachen; in den Mycetomen der jüngsten findet man vornehmlich gedrungene, auf Schnitten unregelmäßig begrenzte Pilze mit großen, durch Eisenhämatoxylin intensiv geschwärzten, metachromatischen (?) Kugeln und kleinen, einfachst gebauten Karyosomkernen; allmählich aber

vollzieht sich eine Wandlung, indem diese in lange, schlanke Schläuche von immer gleichmäßigerem Durchmesser, also in ein Mycelstadium, übergehen, wie es unsere Fig. 87 darstellt. Ganz ähnlich enthält das Myceton der Liberiacicade in geschlechtsreifem Zustand im wesentlichen schlauchförmige Symbionten, die jedoch in beiden Regionen deutlich verschieden sind: in der zentralen

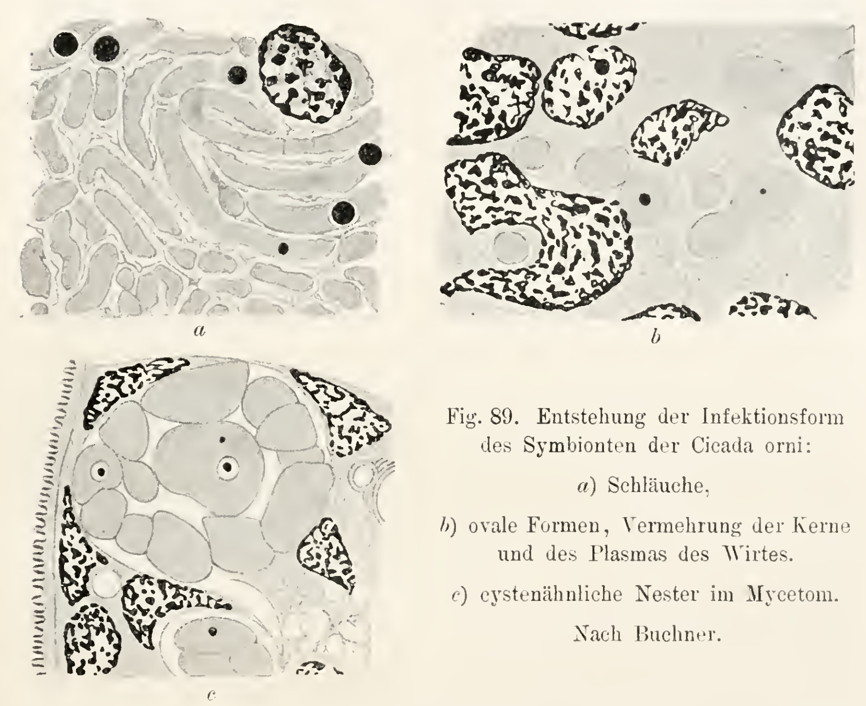


Fig. 89. Entstehung der Infektionsform des Symbionten der Cicada orni:

a) Schläuche,

b) ovale Formen, Vermehrung der Kerne und des Plasmas des Wirtes.

c) cystenähnliche Nester im Mycetom.

Nach Buchner.

Gegend viel kleiner, ohne stark färbbare Einschlüsse, in der Peripherie größer, robuster, vielfach auch verkürzter und mit reichlicherem „Metachromatin“ wie bei Cicada orni.

Zur Zeit der Infektion der Eier aber treten an gewissen Stellen in den Pilzbehausungen typische Veränderungen auf, die mit ihr in Zusammenhang stehen. In jeder der Kugeln findet man dann gegen den Rand zu eine Region, die schon bei schwacher Vergrößerung eine andere Struktur erkennen läßt. Hier wird das Wirtsplasma reichlicher und drängt damit die Symbionten mehr auseinander. Diese aber geben jetzt die Schlauchform wieder auf, werden ganz allmählich wieder mehr oval in jenen Zonen und entsprechend breiter (Fig. 89 *a*, *b*). Gleichzeitig vermehren sich hier die Kerne des Syncytiums beträchtlich, haufenweise liegen sie um

die vereinzelten und sich gerne in ihre Nischen schmiegenden Pilze. Auf die Phase der Formveränderung folgt eine solche der Vermehrung. Wiederholt fand ich zu dieser Zeit die kleinen Promitosen in den Pilzen und das Resultat sind cystenartig in das Plasma eingelagerte, größere und kleinere Gruppen solcher annähernd ovaler Organismen, die offenbar je von einer Mutterzelle abstammen (Fig. *c*) und nun nicht mehr untereinander durch Plasmawände getrennt sind. Diese allmähliche Wandlung ist im Mycetom derart lokalisiert, daß nach innen zu die Anfangsstadien liegen und dicht unter der Oberfläche die Endstadien, und auch wenn man die Mycetome einer Seite untereinander vergleicht, kommt man zu dem Schluß, daß es stets die nach der Innenseite der Traube schauenden Gebiete sind, an denen sich die Veränderung abspielt, womit auch harmoniert, daß sich hier besonders starke Tracheenäste finden.

Leider habe ich seinerzeit die Verhältnisse nur auf Schnitten und nicht auch an zerzupftem Material untersucht, auf solche Weise hätte man vermutlich noch einen Schritt weiter in diese Prozesse eindringen können. So kann ich nicht mit Sicherheit entscheiden, ob der Übergang von Schläuchen in gedrungene Zustände nur durch Verkürzung zustande kommt oder gleichzeitig die Schläuche segmentiert werden. Jedenfalls setzt nach der Verkürzung und vor dem erneuten Aufteilen ein beträchtliches Wachstum der Pilze ein. Auch konnte ich zu dieser Zeit Pilze finden, die offenbar im Zustand innerer Knospung waren, da in ihnen bereits allseitig begrenzte Tochterzellen lagen.

Auch bei den anderen Cicaden stieß ich auf spezifische Infektionsstadien der Symbionten, deren Mycelform sich begreiflicherweise nicht so hierzu eignet. Interessant werden die Verhältnisse insbesondere bei der Liberiacicade mit den beiden Mycetombewohnern; hier gehen an beiden Pilzformen ganz entsprechende Vorgänge vor sich, und zwar an benachbarten Stellen, so daß schließlich, wenn die Infektionsstadien an jedem der Syncytien fertiggestellt sind, nur die trennende Membran zu reißen braucht, um beide zu mengen (Fig. 88 bei *J*). Im Prinzip sind auch die Umbildungsprozesse die gleichen; Verkürzung der Schläuche, Anreicherung des Wirtsplasmas, Häufung der Kerne und erneute Vermehrung der Pilze zu cystenähnlichen Nestern begegnen uns ganz ähnlich wieder. Nur darin besteht ein eigentümlicher Unterschied, daß zu der Zeit, wo die abgerundeten Symbionten durch reich-

licheres Plasma mehr voneinander gesondert sind, im Syncytium Zellgrenzen gebildet werden, und zwar bald um einen, bald um zwei Kerne und nur in der kritischen Region, so daß das neu entstehende Infektionsmaterial diese allmählich ziemlich füllt und erst im letzten Augenblick, wenn die so beladenen Mycetocyten aus beiden Regionen sich mischen, durch Zerreißen der Wirtszelle wieder frei wird. Ich möchte dieses späte Erwachen der Fähigkeit, Zellgrenzen zu produzieren, damit in Zusammenhang bringen, daß hier zu dieser Zeit die Pilze relativ so viel spärlicher werden und andererseits die Kern- und Plasmavermehrung auf eine gesteigerte Funktion und Regeneration derselben schließen lassen. Später werden allerdings gerade diese, dem Untergang verfallenden Kerne sehr blaß und verraten ihren degenerativen Charakter.

In den Mycetomen der Cicadelliden spielen sich entsprechende Vorgänge, wenn auch nicht mit solcher Deutlichkeit, ab. Auch bei ihnen konnte ich (1912) nachweisen, daß sich die beiden Symbiontensorten nebeneinander im gleichen Sinne umwandeln, wie bei den Cicaden. In den Mycetocyten der Hüllzone stellen sich in geschlechtsreifen Schaumcicaden neben den gewöhnlichen, wurstförmigen Pilzen runde und ovale, dichter gedrängte ein und in den zentralen Syncytien liegen außer schlanken Schläuchen auch wieder gedrungene und können sogar in ganz ähnlicher Weise zur Bildung abgegrenzter Nester übergehen.

Daß es endlich Breest möglich war, auch bei den Psylliden Anzeichen solcher Ausbildung spezifischer Wanderformen aufzudecken, haben wir schon im vorangehenden Abschnitt gehört.

Für die Beurteilung der beiden, sich zweifellos sehr nahestehenden Mycetomsymbionten bei den Homoptera und den Psylliden ist natürlich der damit geführte Nachweis unabhängig nebeneinanderhergehender Entwicklungszyklen von großer Bedeutung. Die Möglichkeit, daß es sich nur um zwei Zustände aus einem einzigen Entwicklungskreis handeln könne, an die Sulc noch denken mußte, fällt damit weg. Das wird noch klarer, wenn wir nun die Übertragung auf die Eier verfolgen und dabei stets das gleiche Nebeneinander der Formen feststellen.

Die Kenntnis der Infektionsverhältnisse bei Insekten mit zwei Symbionten beruht bis jetzt ausschließlich auf meinen Mitteilungen über die Cicadarien (1912) und einigen ergänzenden Bemerkungen Breests über Psylliden. Das Hauptergebnis läßt sich dahin zusammenfassen, daß bei Tieren mit zweierlei Symbionten

beide Organismen, wie verschieden sie immer gebaut sein mögen, zu gleicher Zeit und an gleicher Stelle in das Ei eindringen und hierin durcheinandergewürfelt einen rundlichen Pilzballen formieren.



Fig. 90. Infektion des Eies einer japanischen Cicade durch die beiden verschiedenen Symbionten. Nach Buchner.

Hierbei ist es völlig gleichgültig, ob der eine Symbiont in einem Mycetom wohnt und der andere im Fettgewebe, wie bei Cicada orni und der japanischen Cicade, oder ob beide in einem mehr oder weniger einheitlichen Mycetom lokalisiert sind. Die Eier der Cicaden werden durchweg erst sehr spät infiziert, wenn sie schon mit großen Dotterschollen erfüllt sind. Dann haften am hintersten Ende des Eies, dort, wo die Follikelzellen plötzlich schmal und hoch werden, äußerlich die ersten Pilze an. Wie in allen anderen Fällen, Aleurodes ausgenommen,

wird also auch hier ein kurzes, freies Stadium eingeschaltet; schon an den Mycetomen kann man, wenn man sie sorgfältig absucht, solche vor der Reise stehende Individuen finden. Vorübergehend dringen die Symbionten jetzt in die Follikelzellen selbst ein und stauen sich hier in ansehnlicher Menge in der besagten Ringzone. Bei Cicada orni trifft man an dieser Stelle durcheinander die tränenförmigen Hefezellen aus dem Fett und die Infektionszustände aus dem Mycetom, desgleichen bei der japanischen Cicade, bei der afrikanischen aber die durch Größe, Färbbarkeit und Einschlüsse auf den ersten Blick zu unterscheidenden beiden Mycetominsassen. Wenn genügend viele Pilze beisammen sind — zum Teil vermehren sie sich auch sicher noch an Ort und Stelle, denn manchmal nehmen sie so überhand, daß sie Zelle und Kern stark deformieren (so bei Japancicade, Fig. 90) — dann verlassen sie am anderen Ende die Zelle wieder und gelangen damit in eine kleine Höhlung, die wohl bei allen Formen zunächst von einem zapfenartigen Fortsatz des Eies ausgefüllt war, aus der sich dieser aber nun, die Infektion selbst damit einleitend, zurückgezogen hat. Damit nicht genug, tritt noch eine grubenartige Vertiefung am hinteren Eiende auf und in diese drängen jetzt die wieder frei gewordenen Pilze nach. Ich fand deutliche Anhaltspunkte dafür, daß nicht etwa das Ei durch den Ansturm der Pilzmassen einfach passiv eingedrückt wird, sondern daß dieses geradezu für eine Empfängnisgrube sorgt (Fig. 90).

Alle vorher im Follikel eingebetteten Pilze treten allmählich in diese Höhlung über, worauf sie sich, nur den einen oder anderen Verspäteten nicht mehr hereinlassend, an den Rändern schließt und damit das kostbare Gut den Nachkommen gesichert ist. Als rundliche Masse, sich gegen den Dotter scharf abgrenzend, findet man die Symbionten dann nahe dem Hinterende eines jeden Cicadeneies, wo sie als einen „besonderen Dotter“ schon Heymons gesehen hatte. Die Zahl der übertretenden Pilze ist für die Art annähernd festgelegt, durchweg handelt es sich bei den Cicaden um sehr viele, wenn auch noch Raum für beträchtliche Schwankungen bleibt. So übertrifft die Form aus Liberia hierin die anderen wesentlich; ich habe auf einem Schnitt durch die Infektionsmasse, die hier eiförmig ist, etwa 800 Pilze gezählt, wovon etwa $^1/_{10}$ auf die größere Form aus der Randzone kam, was auch annähernd mit den Mengenverhältnissen in den Mycetomen übereinstimmen mag.

Bei den Schaumcicaden verläuft die Infektion unter einem etwas anderen Bilde; der hinterste Teil des Follikels wird hier,

soweit er noch das spitz auslaufende, dotterreiche Ei umhüllt, derart von den beiden Pilztypen, die sich hier nur wenig, vornehmlich durch den Grad der Färbbarkeit, unterscheiden, angefüllt, daß er sich wulstartig ringsum vorwölbt. Kerne und Plasma müssen darunter leiden, die Zellgrenzen schwinden fast völlig; den Übertritt in das Ei habe ich hier nicht zu Gesicht bekommen, nur das Stadium der vollendeten Infektion, die gegenüber den Cicaden nichts Neues bietet (1912).

Was wir über die Entwicklungsgeschichte der Mycetome wissen, geht bis jetzt durchaus auf Heymons zurück (1899), also auf einen Autor, der den wahren Sachverhalt noch nicht kannte und der natürlich infolgedessen gerade da versagt, wo wir gerne Näheres wissen würden. Er hat eine andere Cicade als Studienobjekt benutzt, die nordamerikanische Cicada septemdecim, und findet auch hier dicht über dem hinteren Eipol die ovale Infektionsmase. Offenkundig handelt es sich auch bei dieser Form um zwei Symbionten, denn er spricht davon, daß zwischen den kleineren, runden einzelne größere polygonale Einschlüsse darin enthalten sind. Zur Zeit der Blastodermbildung legen sich einzelne Dotterkerne der feinen Membran an, die die Pilze vom Dotter gleich einer Membrana vitellina sondert und bilden eine zellige Hülle um sie. Wie bei anderen Homopteren transportiert dann der von hier sich einsenkende Keimstreif den Körper, der sich dabei offenbar ganz passiv schieben läßt, nach vorne und wird er bei der Umrollung des Embryos wieder aus dem Dotter herausgezogen und in den hinteren Teil des Abdomens eingeschlossen. Gleichzeitig teilt sich die Masse in zwei gleiche Teile und diese kommen je rechts und links zur Ruhe. Sie sind hier zwischen den dorsoventralen Muskelzügen und dem Enddarm eingeschlossen und parallel der Längsachse des Embryos gestreckt. „Während die Teilung sich vollzieht, wandern Zellen aus der Fettkörperanlage in die Körnchenmasse ein und verteilen sich daselbst zwischen den im Innern liegenden Körnchen und Kügelchen, andere Zellen bleiben auch auf der Oberfläche der Körnchenmasse zurück.“ Etwa eine Woche alte Larven zeigen noch keine Änderung dieses Zustandes, von einer geringen Zunahme der Zellen im Innern der Organe abgesehen. Es wird also erst jederseits ein einheitliches Mycetom geschaffen, das sich, wenn die Pilze und die sich ihnen zur Verfügung stellenden tierischen Zellen bzw. Kerne sich hinreichend vermehrt haben, wiederholt teilt. Ich habe solche Zerschnürungen noch in älteren Larven beobachtet (und abgebildet, Symbiontenstudie 1. Tafel 6, Fig. 2). Auch bei Tibicina tomentosa

konnte Heymons die entsprechenden Strukturen feststellen, hier fand er den rätselhaften Körper schon im Ovarialei vor und wird dadurch zwar an die „Bakterioiden" der Schaben erinnert, hält aber doch einen Vergleich mit den allzu verschiedenen Einschlüssen der Cicaden nicht für geboten.

Gerne würden wir wissen, zu welcher Zeit und unter welchen näheren Umständen die Sonderung in die Mycetombewohner und die das Fettgewebe wählenden Pilze vor sich geht. Man muß sich vorstellen, daß eine Zeit kommt, in der, wohl schon bevor eine geschlossene Umhüllung geschaffen wird, bei der letzteren die Tendenz auftritt, nach der Peripherie auszuschwärmen. Und ähnlich muß bei Arten, die beide Pilze wohl in einem Organ, aber räumlich gesondert führen, sich eine Periode der Scheidung einstellen.

Mit der Schilderung der Cicaden und Psyllidensymbiose haben wir den Höhepunkt der Komplikation erreicht, bis zu dem die Insekten hierin vorschreiten. Zunächst äußert sich dies in der Erscheinung, daß zwei oder gar drei verschiedene Symbionten konstant in einer bestimmten Spezies nebeneinander leben. Dabei müssen wir unterscheiden zwischen den Pilzen, die stets Mycetombewohner sind und durch eine Reihe von Punkten sich als eng zusammengehörig bekunden (Schlauchform, Übergang in spez. Infektionsstadien usw.), nennen wir sie genuine, und denen des Fettgewebes, die ich als akzessorische Symbionten bezeichnen will, da sie im Gegensatz zu den ersteren, der Gruppe der Psylliden wie der Cicadarien offenbar von Haus aus und fast stets eigenen, vorhanden sein oder fehlen können und ganz andere Charaktere besitzen. Wir kommen dann zu folgenden Möglichkeiten:

1. nur 1 genuiner Symbiont,
2. 2 genuine Symbionten in gesonderten Mycetomen (Ptyelus lineatus),
3. 2 genuine Symbionten in locker vereinten Mycetomen (Aphrophora salicis),
4. 2 genuine Symbionten in einem einzigen Mycetom (Liberiacicade),
5. 1 genuiner Symbiont und ein akzessorischer (z. B. Cicada orni, Japan. Cicade,
6. 2 genuine Symbionten und ein akzessorischer (Aphalara calthae).

Von diesen ist nur der erste Fall bis jetzt nirgends gefunden worden, aber ich bin überzeugt, daß er bei den Cicadarien verwirklicht wird.

Aus der aufsteigenden Reihe geht auch bereits hervor, durch welche Etappen hindurch sich vermutlich der höchstorganisierte Zustand des Mycetoms der Liberiacicade entwickelt hat. Die völlig getrennt nebeneinander liegenden Teilorgane bei Ptyelus, die schon ziemlich innige Umhüllung der beiden, wie ich sie von einer Aphrophora beschrieben habe, und das Organ bei der Liberiacicade, das wie aus einem Guß ist, fügen sich lückenlos aneinander. Während bei den Homopteren noch so viele verbindende Varianten vorliegen, scheint bei den Psylliden der Mycetombildungsprozeß überall seinen Abschluß gefunden zu haben.

Was das Auftreten von zwei Parallelformen anlangt, die bei Psylliden stets, bei Cicadarien häufig zu treffen sind und die ich beide als genuine bezeichnete, so haben meine Beobachtungen über ihre Formwandlungen und die Infektion ergeben, daß sie selbständig nebeneinander zu allen Zeiten im Wirt bestehen. Damit scheint mir aber keineswegs auch gesagt, daß sie nacheinander von diesem erworben worden sind; ich halte es sogar für höchstwahrscheinlich, daß sie auf eine ursprünglich allein vorhanden gewesene Stammform zurückgehen, welche sich spontan in zwei erbliche Rassen gespalten hat, die sich nicht nur morphologisch, sondern auch physiologisch unterscheiden. Ein derartiger Vorgang ist bei pflanzlichen Mikroorganismen des öfteren beobachtet worden und es fällt leichter, ihn auch hier anzunehmen, als sich vorstellen zu müssen, daß z. B. alle Psylliden, nachdem sie einen Symbionten A bereits besessen haben, im Laufe der Zeit noch einen so sehr ähnlichen Symbionten B dazu erworben haben. Für meine Auffassung spricht, daß es im Prinzip immer die gleichen Charaktere sind (Größe, Färbbarkeit!), die die Parallelformen entsprechend den identischen einwirkenden Faktoren des Milieus scheiden, und es kann sehr wohl sein, daß sich auch durch eine eingehendere vergleichende Untersuchung deutlich machen läßt, daß jeweils die Paare untereinander durch eine Anzahl Charaktere enger verbunden sind, als mit entsprechenden Symbionten anderer Arten. Wenn man die Liberiacicade und die Schaumcicaden etwa einander gegenüber stellt, so gilt dies ja ohne weiteres.

Welches aber der physiologische Effekt dieser Spaltung ist und ob dem Wirte daraus besondere Vorteile erwachsen, das wissen wir noch nicht. Daß die beiden Varietäten sich funktionell unterscheiden, dafür spricht schon die Verschiedenheit in der Pigmentablagerung um bzw. in denselben. Auch die konstant verschiedene Histologie der Behausung spricht für eine allemal analoge anders-

geartete Beeinflussung des Wirtsgewebes. Es ist immer die kleinere Variante, die in Syncytien lebt und die kein pilzfreies Epithel um sich zeigt. Wir wollen sie in Zukunft die β-Variante nennen, die großzellige, in Mycetocyten wohnende und von einem pilzfreien Epithel umgebene, die α-Variante. Die Vorstellung, die ich mir von dem interessanten und komplizierten Prozeß gebildet habe, ist nun folgende. Ursprünglich fand sich durchweg lediglich die α-Variante der Mycetomsymbionten bei Psylliden und Cicadarien, wohnte bei Psylliden und Cicadelliden in Mycetocyten, bei Cicaden bereits in einem Syncytium (Cicada orni) und wurde von einem eigenen Epithel begrenzt, in analoger Weise trat fast überall nach einer gewissen Zeit daneben eine Mutante auf, die zur β-Variante wurde und sich vornehmlich durch Verlustmerkmale unterscheidet, wie geringere Größe, geringere Mengen der Plasmaeinschlüsse, geringere Färbbarkeit. Die Tatsache, daß sie quantitativ gerade dort am meisten zurücktritt gegenüber der α-Variante, wo auch engere anatomische Beziehungen zwischen beiden ganz fehlen (Ptyelus lineatus), spricht ebenso deutlich, wie der Umstand, daß ihr ein Epithel fehlt, und daß es Verlustcharaktere sind, die für sie charakteristisch sind, dafür, daß sie die sekundär entstandene ist. Offenbar aber birgt sie Fähigkeiten in sich, die sie dem Wirte sehr wertvoll, vielleicht wertvoller als die α-Form, machen; denn dieser anfangs quantitativ zurückstehende Gast nimmt, je höher die histologischen Stufen der Aufnahme in ein Organ sind, die wir bereits skizzierten, desto mehr an Menge zu, bis auf der einen Seite das Psyllidenmycetom erreicht wurde, das sich nach meiner Hypothese aus einem Zustand, wie er heute bei Ptyelus lineatus festgehalten wird, entwickelte (α-Pilz in Mycetocyten, β-Pilz in Syncytium) und auf der anderen das der oftgenannten afrikanischen Cicade (α-Pilz in Syncytium, β-Pilz in Syncytium). Aber wir sind ja noch weit davon entfernt, die Funktionen spezialisieren zu können, ein Ziel, das hier dadurch noch so sehr viel komplizierter wird, daß sich zu den genuinen Symbionten in einer Reihe von Fällen akzessorische gesellen.

Aber es dünkt mich auch schon ein Gewinn, wenn wir eine Richtschnur gefunden haben, die es uns gestattet, Sinn in die mannigfachen Anpassungsgrade an Symbionten hineinzubringen, die uns innerhalb der Homopteren begegnen. Unsere Hypothese erlaubt uns Zwischenstadien zu postulieren, die sich in Gruppen, die noch nicht so starr hinsichtlich ihrer Symbiose geworden sind, wie offenbar die Psylliden, höchstwahrscheinlich noch finden lassen. So

kennen wir von den Cicaden im engeren Sinn Anfangs- und Endstadium, und es wäre sehr wohl möglich, daß analog zu Ptyelus lineatus eines Tages eine Cicade bekannt wird, die große Mycetome mit der α-Form und kleine, das Epithel missen lassende mit der β-Form besitzt,[1] oder daß entsprechend der Cicada orni-Stufe auch unter den Cicadelliden oder anderen Homopteren Tiere zum Vorschein kämen, die allein die α-Form führen. Es wäre, wenn solche Gesichtspunkte leiten, keineswegs müßig, möglichst viele Homopteren-Vertreter vergleichend zu untersuchen, sondern verspräche interessante Beiträge zum Kapitel der Phylogenie der Symbiose.[2]

5. Symbiose bei blutsaugenden Formen

a) Culiciden

In seiner leider vorläufige Mitteilung gebliebenen Untersuchung über den „Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosoma und Spirochaete“ hat Schaudinn (1904) auch Beobachtungen über den Stech- und Saugakt bei Culex pipiens gemacht, die uns hier inter-

1) Man könnte daran denken, daß die Existenz eines akzessorischen Symbionten die Entstehung der β-Rasse ausschließe. Der Vergleich Cicada orni, japan. Cicade einerseits — afrikanische andererseits spräche dafür; dagegen der Befund von Sulc an Aphalara calthae, wo die α- und β-Rasse vorhanden ist und dazu ein Organismus, der mit dem Azotobacter der Aphiden identisch sein dürfte. Leider teilt er nicht mit, wo dieser wohnt. — Auch genügen seine kurzen Angaben über die Symbionten bei Fulgoriden nicht, um sich eine sichere Vorstellung davon zu machen. Es gilt vor allem zunächst zu prüfen, ob überhaupt in allen Abteilungen der Homopteren der α-Symbiont vorkommt oder kleinere Gruppen nur Symbionten vom Typus der akzessorischen, also Hefen, besitzen.

2) Seit der Niederschrift dieses Kapitels habe ich noch Gelegenheit gehabt, eine weitere sehr interessante Cicadellide, Tettigonia viridis, in den Kreis der Untersuchung zu ziehen. Bei dieser Form fand ich jederseits ein zweimal eingeschnürtes größeres und ein davorliegendes selbständiges kleines, kugeliges Mycetom. In letzterem leben ausschließlich typische stäbchenförmige Bakterien, wie sie bisher noch bei keinem Vertreter der Cicadarien beobachtet wurden, in ersterem fast ausschließlich Symbionten vom Habitus der typischen genuinen Form, dazwischen aber auch Stäbchen. Bei der Eiinfektion treffen sich beide. Stellt dieses Bakterium nun hier einen den Hefen vergleichbaren akzessorischen Symbionten dar oder sind beide Insassen nur verschiedene Erscheinungsformen des ursprünglichen Symbionten? Wir erinnern uns hierbei an das Vicariieren eines schlauchförmigen und eines stäbchenförmigen Mycetombewohners bei zwei Pseudococcus-Arten und an Peklos Erfahrungen an Aphidensymbionten und neigen zu der Vermutung, daß der genuine Cicadariensymbiont zunächst ein stäbchenförmiges Bakterium war, das aber fast durchweg im tierischen Organismus bacterioidenähnlich entartet ist.

essieren müssen. Er kam nämlich zu dem Schluß, daß hierbei regelmäßig pflanzliche Mikroorganismen eine wichtige Rolle spielen; wenn sie auch wenigstens die meiste Zeit ihres Lebens nicht intrazellular, sondern frei im Darmkanal leben, so erscheint es doch nötig, sie in diesem Buche zu berücksichtigen, denn einmal eröffnet sich uns hier eine ganz neue Möglichkeit, wie spezifische physiologische Charaktere von Symbionten biologisch verwertet werden können und dann werden wir zu zeigen haben, daß auch andere, sich auf die gleiche Weise ernährende Insekten typische intrazellulare Symbionten beherbergen, so daß für die Beurteilung deren eventueller Bedeutung die Schaudinnschen Befunde von großer Wichtigkeit sind.

Der Darmkanal von Culex pipiens besteht aus einem langen, schlanken Pharynx, der sich in den Ösophagus fortsetzt, einem durch eine Klappe abgesetzten flaschenförmigen Mitteldarm und dem eine Schlinge bildenden Enddarm. Uns muß hier vor allem der Ösophagus interessieren, der sich zu einem großen Reservoir erweitert und nach hinten in drei Aussackungen übergeht. War das Epithel pharynxwärts noch von hohen Zellen gebildet, so wird es nach hinten zu immer niederer und ist in den Säcken ganz glatt; die Chitinbekleidung ist umgekehrt hier kräftiger entwickelt. Für gewöhnlich liegen ein größerer Sack auf der Ventralseite und zwei kleinere Nebenreservoire je lateral; manchmal aber sind auch alle gleich groß, häufiger ist eine der seitlichen Ausstülpungen unvollkommen entwickelt und nur noch als kleine Ausbuchtung zu erkennen, selten beide. In den Säcken findet man gewöhnlich ein Gas in Form großer Blasen, spärliche Flüssigkeit und ausnahmslos Sproßpilzzellen, diese manchmal sehr zahlreich, manchmal spärlicher, wobei die Regel gilt, daß unmittelbar vor dem Saugen nur wenige vorhanden sind, während und nach der Verdauung des Blutes sie sich aber beträchtlich vermehren. Waren es vorher nur vereinzelte ovale oder bohnenförmige Gebilde, so erzeugen sie dann sogar unter Umständen einen dichten Überzug der Wandung und zeigen sich in allen Stadien der Proliferation. Man hat es in der Hand, ihre Entfaltung künstlich zu steigern, wenn man die Mücken mit Zuckerwasser oder Fruchtsäften füttert, ja dabei wuchern sie unter Umständen derart, daß sie den ganzen Darm erfüllen und schwächere Tiere, die dann infolge des enorm erweiteren Darmes ganz aufgedunsen erscheinen, unter Gasentwicklung töten können.

Schaudinn konnte es nun in hohem Grade wahrscheinlich machen, daß beim Saugakte die Pilze mitsamt dem Gas und sehr

geringen Mengen des Speicheldrüsensekretes in das Blut des Opfers hineingepreßt werden. Während die Stilette in die Haut eindringen und der Körper des Tieres sich auf derselben niederläßt, sind die Atembewegungen noch gleichmäßig und schwach, hierauf aber kommt es plötzlich zu einer heftigen und gewaltsamen Kontraktion des ganzen Abdomens. Damit wird aber vermutlich das Blut der Mücke nach vorn gedrängt und ein Druck auf die Divertikel ausgeübt; denn die Gasblasen fehlen von nun an fast ganz und in sinnreichen Versuchen konnte Schaudinn, ausgehend von dem Gedanken, daß die auf der Haut lagernde Kohlensäureschicht es ist, die damit eine Entleerung der Stigmenluft auslöst, und ähnliche Bedingungen einführend, ein Ausspeien der Pilze und des Gases tatsächlich künstlich herbeiführen. Beide aber scheinen für den Saugakt von großer Bedeutung zu sein; das Gas, das offenkundig im Zusammenhang mit der Pilzvegetation entsteht, konnte Schaudinn als Kohlensäure bestimmen und er stellt sich vor, daß durch dasselbe die Trombocyten des Blutes gelähmt werden und damit eine Gerinnung hintangehalten wird; die Pilze aber scheiden offenbar ein Enzym aus, das die Haut reizt und eine Steigerung des Blutdruckes nach der Wunde zu herbeiführt; auch das Gas könnte noch in dem gleichen Sinne die Muskulatur reizend wirken. Daß wirklich ursächliche Beziehungen zwischen der Rötung und Quaddelbildung der Haut einerseits, dem Vorhandensein der Pilze andererseits bestehen, wurde ebenfalls durch Versuche erhärtet. Ösophagusreservoire, in einen Tropfen Kochsalzlösung übertragen, in einen kleinen, mit reiner Nadel in die Haut gebohrten Trichter gebracht, der gerade so tief ist, daß eine Spur Blut auf seinem Grunde erscheint, und verrieben erzeugen die schönsten künstlichen Schnakenstiche. Schon nach wenigen Sekunden tritt der typische kribbelnde Reiz auf, Rötung und Schwellung folgen alsbald. Wenn die Erscheinungen sogar viel heftiger sind als beim eigentlichen Stich und länger nachhalten, so kommt das davon, daß dort die Mehrzahl der Pilze schließlich wieder eingesogen wird, hier aber in der Haut verbleibt. Schaudinn hat nicht nur sich, sondern auch Prowazek und anderen solche „Mückenstiche“ beigebracht und jedesmal den gleichen Erfolg gesehen; ja als er sich selbst einmal einen völlig pilzgefüllten Blindsack in die Haut einführte, erzeugte er eine fast 3 cm breite, schmerzhafte Wölbung, die über eine Woche anhielt.

Die mit dem Saugakt wieder zurücktretenden Pilze gelangen zumeist mit dem Blut in den Magen, in den Reservoiren aber findet

man, wenn alles Blut in den Mitteldarm übergetreten ist, zusammen mit geringen Blutresten, nur vereinzelte von ihnen, die sich von dem darin enthaltenen spärlichen Traubenzucker nähren dürften. Während der Verdauung des Blutes im Magen aber vermehren sich die dort befindlichen Pilze, anfänglich noch hefeartig, dann aber mycelbildend, und erzeugen eine sehr kleine Fruchtform. Schaudinn vermutet, daß der Organismus vielleicht in die Nähe der Entomophtorazeen gehört

Jene Fruchtformen sind auch in den Eiern nachzuweisen, ferner enthalten die Larven einen identischen Pilz im Darmlumen und fehlt er auch in dem Inhalt zerquetschter Nymphen nicht. Leider aber sind gerade hinsichtlich dieser Dinge die Angaben besonders aphoristisch gehalten. Schaudinn hatte die Absicht, die Entwicklungsgeschichte des interessanten Symbionten, denn als solchen dürfen wir ihn nach alledem wohl bezeichnen, in einer eigenen Arbeit zu schildern, aber sein allzufrüher Tod hat ihn daran gehindert. Damit wird eine erneute Untersuchung von anderer Seite nötig, denn nicht nur daß es gilt, die Verhältnisse bei Culex genauer nachzuprüfen (Schaudinn gab keinerlei Abbildungen), sondern vor allem ist bei den übrigen saugenden Dipteren nach entsprechenden Einrichtungen zu forschen. Von Anopheles wissen wir bereits durch Schaudinn, daß er ähnliche Säcke und Pilze in ihnen besitzt.

b) Pediculiden

Das jüngste Glied in der Reihe der als symbiontisch lebend erkannten Insekten sind die Pediculiden. Wohl lagen in der Literatur schon lange einige Angaben über ein rätselhaftes Organ, das ein Teil derselben besitzt, vor, aber man war sich über seine Bedeutung ebensowenig klar, wie etwa über die des Pseudovitellus. Bereits Hooke und Swammerdam kannten das „Bauchorgan“ oder die „Magenscheibe“, die die auf dem Menschen lebenden Läuse durchweg besitzen. Hören wir, was der Altmeister der Zergliederung der Insekten in seiner Bibel der Natur (nach einer alten Ubersetzung 1752) von diesem, wie wir gleich sehen werden, als Mycetom zu bezeichnenden Organ schreibt: „Unten im Bauche sieht man, einwenig in der Höhe, beinahe mitten auf dem Magen, ein Theilgen, davon Hooke mutmasset, es könnte wohl die Leber seyn. Ich aber an meinem Theil sollte dieses Stück lieber vor die Bauchdrüse ansehen, wenn ich nur etwas mehr Grund und

Wahrscheinlichkeit dazu hätte. An Farbe ist es eigentlich nicht weiß, sondern fällt vielmehr in das Citronengelbe. Es läßt sich nicht leicht vom Magen absondern, an dem es festgewachsen ist. Unter einem Vergrößerungsglase läßt es sich gar leicht in sehr viele Körngen, als kleine nicht sonderlich durchsichtige Drüsen theilen. Besieht man es nach geschehener Scheidung mit einem Vergrößerungsglase, so entdeckt man darinnen annoch befindliche Lungenadern. Sein Zeug ist stärker als alle anderen Teile des Leibes. Denn außer dem Leibe trucknet es gar wenig ein. Seine Gestalt ist sehr ungleich, und beinahe in jeder Laus anders als in der andern. Die Größe trifft auch nicht bei allen überein. Aber gebogen ist es durchgängig, liegt auch bei allen auf dem Magen."

Genauere Angaben lieferten dann in der Folge Landois für Phthirius (1864) und Pediculus vestimenti (1865) und Graber ebenfalls für Phthirius (1872), zuletzt J. Müller (1915) für die Kleiderlaus. Die beiden ersteren Autoren stellten sich vor, daß es sich um eine Drüse handle, der Leber vergleichbar, die besondere Verdauungssekrete in den Magen zu liefern habe. Schließlich entdeckten Sikora (1919) und ich (1919, 1920) den wahren Sachverhalt und konnten auch bei Gattungen, die der Magenscheibe entbehrten, analoge Bildungen finden. Weder von Sikora noch von mir liegen die abschließenden Arbeiten vor, weshalb im folgenden noch manche Lücke sich bemerkbar machen wird.

Eine „Magenscheibe" fand sich bis jetzt bei Pediculus vestimenti, Ped. capitis, Phthirius inguinalis und Polyplax (der Rattenlaus). Sie liegt in eine Nische des Mitteldarms, der hier als ein mächtiges, stark dehnbares Reservoir für das gesogene Blut mit zwei nach vorne vorspringenden Blindsäcken entwickelt ist, eingebettet, genau median, etwa im vorderen Drittel. Bei der Filzlaus ist es zumeist schön kreisrund, hell weißlichgelb pigmentiert, bei der Kleiderlaus eiförmig und etwas intensiver gelb, stets besitzt die Färbung einen opaken Charakter und ermöglicht, das Organ bei Lupenbetrachtung oder gar mit bloßem Auge durch die Körperwandung hindurch zu erkennen, besonders gut natürlich dann, wenn das Tier sich frisch gehäutet hat und das Mycetom sich nach dem Saugen auf dem rotbraunen, gefüllten Darm abhebt. Untersucht man genauer, dann zeigt sich, daß es sich, wie das schon die früheren Beobachter gefunden haben, um einen aus zwei verschiedenen Teilen zusammengesetzten Körper handelt; eine kernhaltige, syncytiale Hülle, die sich schon beim Präparieren als außerordentlich

zähe und elastisch bekundet, umgibt eine bilateralsymmetrische Gruppe von Fächern, bei der Kleiderlaus etwa 10 bis 16, bei der Filzlaus 20 bis 24, die erst die Symbionten in Gestalt dicht gedrängter fädiger Gebilde enthalten (Fig. 91).

Müller gibt an, daß Zellkerne in ihnen nicht aufzufinden seien; tatsächlich sind sie vorhanden, aber ich kann, da die wenigen Schnitte, die ich bisher hiervon besitze, die Zellkonturen nicht genügend scharf hervortreten lassen, nicht bestimmt sagen, ob sie ein- oder mehrkernig sind.

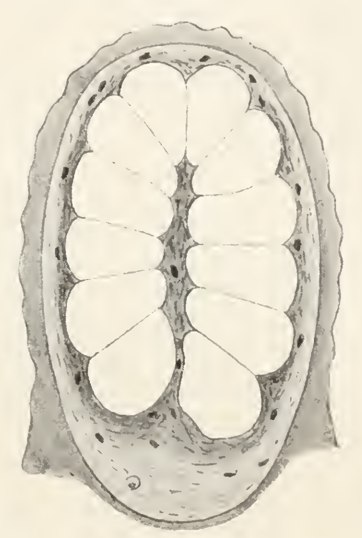


Fig. 91. Mycetom der Kleiderlaus. Nach Müller.

An Einzelheiten wäre noch nachzutragen, daß es die Bindegewebshülle ist, die das erwähnte Pigment in Form von Körnchen enthält, und daß das Gewebe auch in den zentralen, von den pilzführenden Fächern umstellten Raum eindringt, der sich am hinteren Ende, bei der Kleiderlaus wenigstens, öffnet. Eine Kommunikation mit dem Darmlumen, wie es die Auffassung Landois' und Grabers forderte, fehlt natürlich.

Schon früher wußte man, daß die nahe verwandten Haematopinus-Arten, die durchweg auf Tieren leben, keine Magenscheibe besitzen. Sikora wie ich verglichen diese nun, und dabei zeigte sich, daß sie trotzdem in Symbiose mit ganz ähnlichen Pilzen leben; nur bewohnen sie hier isolierte Mycetocyten und diese sind über den ganzen Mitteldarm zerstreut. Ähnlich, wie wir es bei Camponotus kennen lernten, sind die großen rundlichen, verpilzten Zellen tief zwischen die gewöhnlichen Darmepithelzellen eingedrungen und haben zum Teil die benachbarten Zellen stark deformiert. Manchmal ist es nur noch eine schmale Brücke, die die Mycetocyte von dem Darmlumen trennt, und da auch die Darmmuskulatur infolgedessen hinter dieselben zu liegen kommt, so ist man zunächst verführt, in ihnen echte, entodermale Mitteldarmzellen zu sehen. Auch der feinere Bau erinnert stark an die Mycetocyten von Camponotus, denn in ganz ähnlicher Weise ist das ganze Plasma von vorzüglich rund um den ovalen oder eckigen Kern ziehenden Schläuchen erfüllt (Fig. 92*a*). Isoliert man die Pilze, so erkennt man, daß sie breiter

und kürzer sind und durch mehrfache Querteilung Ketten erzeugen (Fig. 92 *b*). Ich habe solche Verhältnisse bis jetzt bei Haematopinus urius vom Schwein und H. macrocephalus vom Pferd angetroffen, bei der Haematopinus-Art vom Hunde (H. piliferus) dagegen vermißt.

Der Darm selbst bietet hier nichts Besonderes, wohl aber liegt ihm wieder ventral ein Mycetom, allerdings anders gebaut als bei den Menschenläusen, dicht an. Es stellt einen langen Schlauch dar, der von stark abgeplatteten Zellen umhüllt ist, und im Innern gleichmäßig mit polygonal sich gegeneinander drängenden Mycetocyten gefüllt wird, die mit deutlichen Pilzfäden vollgepfropft sind. Das Darmepithel ist längs der beträchtlichen Strecke, die ihm das Organ anliegt, in keiner Weise abweichend gebaut.



Fig. 92. Mycetocyte von Haematopinus urius (*a*), *b*) daraus isolierte Symbionten. Nach dem Leben. Original.

Was die Übertragung anlangt, so erkannte Sikora wohl, daß diese durch Infektion der Eizellen bewerkstelligt wird; die Einzelheiten, die hier wieder recht interessant sind, blieben ihr jedoch verborgen. Ich habe das Wesentliche 1920 in meiner vorläufigen Mitteilung dargelegt. Alle Pediculiden verhalten sich dabei, unabhängig von Unterschieden in der Art, wie sie die Symbionten in sich beherbergen, im Prinzip gleich. Während bei allen anderen symbiontisch lebenden Insekten, soweit bereits die Eier infiziert werden, dies so geschieht, daß die Pilze an ein jüngeres oder älteres Stadium von der Seite herannahen, den Follikel mehr oder weniger schnell durchwandern und in das Ei übertreten, so daß stets in einer Eiröhre mehrere, verschieden alte Infektionsstadien hintereinander liegen, wird bei den Läusen immer nur das jeweils älteste, in einer Eiröhre vorhandene Ei vom hinteren Pol aus infiziert und hierzu ein eigenes permanentes Pilzorgan in

Gestalt eines wesentlich veränderten Abschnittes des Oviduktes errichtet. Schon bei der Präparation eines Läuseovars kann man die fragliche Stelle erkennen. Es baut sich auf aus den beiden Ovarien mit gewöhnlich je fünf Eiröhren, zwei Ovidukten, welche gemeinsam in den Uterus einmünden, der in Gestalt lappiger Anhänge mit Kittdrüsen versehen ist, und der von einem Sphinkter umgebenen Vagina. Am Ovidukt nun kann man einen kugeligen, den Eiröhren zunächst gelegenen Abschnitt, die Ampulle, und einen engeren, röhrenförmigen, die Tube, unterscheiden (Fig. 93). Diese Ampulle, die schon älteren Untersuchern aufgefallen war, und von der vor allem Müller (1915) einige Einzelheiten bereits mitteilte, stellt aber tatsächlich ein „Filialmycetom" dar, wenn wir so sagen wollen. Während sich sonst bei den Insekten an dieser Stelle einfach der Follikel der Eiröhrchen in das Epithel des Ovidukts fortsetzt und stets einschichtig bleibt, tritt hier eine Verdickung zutage, die auf das Übereinanderliegen dreier Zellagen zurückzuführen ist. Zu äußerst liegt ein unvollständiger Belag mesodermaler Elemente, nach Art eines peritonealen Überzuges, darunter eine unzellige Schicht opaker hellgelblicher Substanz unbekannter Bedeutung, dann folgt erst das eigentliche Follikelepithel bzw. dessen Fortsetzung, aus flachen, pilzfreien Zellen aufgebaut. An dieses aber schließt sich nach innen zu eine Reihe hoher Elemente an, die ihre Kerne in einem basalen, plasmareicheren Teile führen, in dem distalen aber, in Vakuolen eingeschlossen, die schlauchförmigen Symbionten enthalten; nach innen zu endlich bilden wieder flache Zellen, die stets ohne Pilze

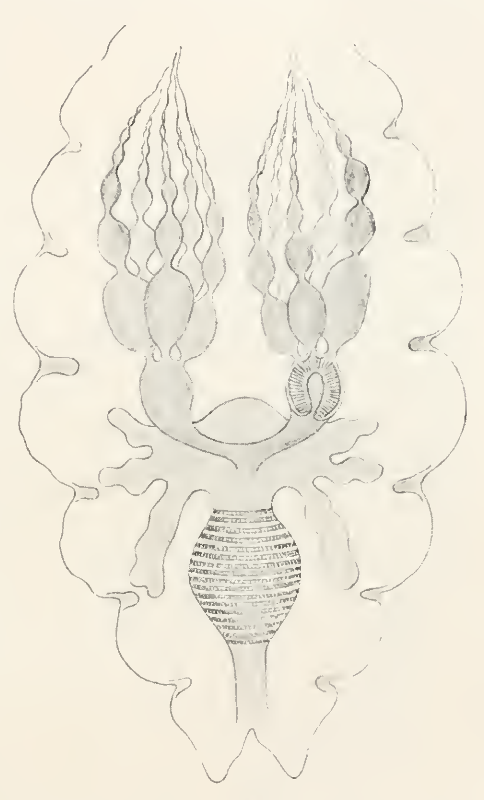


Fig. 93. Weiblicher Geschlechtsapparat der Kleiderlaus, schematisch. Nach Müller.

bleiben, den Abschluß (Fig. 94). Nach hinten senkt sich die Verdickung in die Tube, die nun wieder nur ein einschichtiges Epithel besitzt, ein, ähnlich wie die Portio vaginalis des menschlichen Uterus in die Vagina, wie Müller ganz richtig bemerkt.

Wie dieser seltsame Zustand sich entwicklungsgeschichtlich anlegt, können wir nur vermuten, da er sich bereits in der eben geschlüpften, noch lange nicht geschlechtsreifen Larve in der geschilderten Ausbildung findet, und die Eientwicklung darauf hin noch nicht untersucht ist. Der ganze Verlauf der Epithelien an den Übergangsstellen macht es wahrscheinlich, daß zunächst an dieser Stelle, wohl angeregt durch eine Infektion des betreffenden Abschnittes, die Epithelzellen zu wuchern anfingen, die pilzhaltigen nach innen abgeschoben wurden und daß dabei diese eine pilzfreie Lage vor sich her drängen. Diese muß dann eine tiefeinschneidende Falte gebildet haben, die die darunterliegenden Zellen in die geordnete Lage brachte. Dieser Vorrat an Symbionten wird nun ausschließlich zur Infektion herangezogen, die Bewohner des Mycetoms bzw. der Mycetocyten werden hierzu nie mehr verwendet. Hat ein an die Ampulle angrenzendes Ei das nötige Alter erreicht, so löst sich ein Teil der Pilze aus dem geschilderten Epithel und tritt in die queren Zellagen über, die stets das Ovarialei hinten gegen das Lumen des Eileiters abschließen. Auch hier liegen sie dann innerhalb der Zellen und sind in Vakuolen eingeschlossen, nur sind diese letzteren jetzt unter Umständen größer und enthalten zahlreichere Symbionten. Die Durchdringung des Follikels bleibt jedoch



Fig. 94. Stück der Wandung des „Filialmycetoms" (Ovarialampulle) bei der Kopflaus. Original.

auf eine sich auch sonst etwas abhebende, kleine Zone beschränkt. Alsbald tritt ein Teil der Schläuche in den Raum über, der nun zwischen Epithel und Eiplasma hier zu klaffen beginnt. Diesen Augenblick hält die Fig. 95 fest. Entsprechend dem weiteren Zufluß vergrößert sich dieser und stellt schließlich eine tief in das Ei sich einsenkende Bucht dar; sind dorthin alle zur Infektion bestimmten Symbionten übergetreten, dann schließen sich die Ränder der Einsenkung und man kann noch im alten Ei die Naht deutlich erkennen,

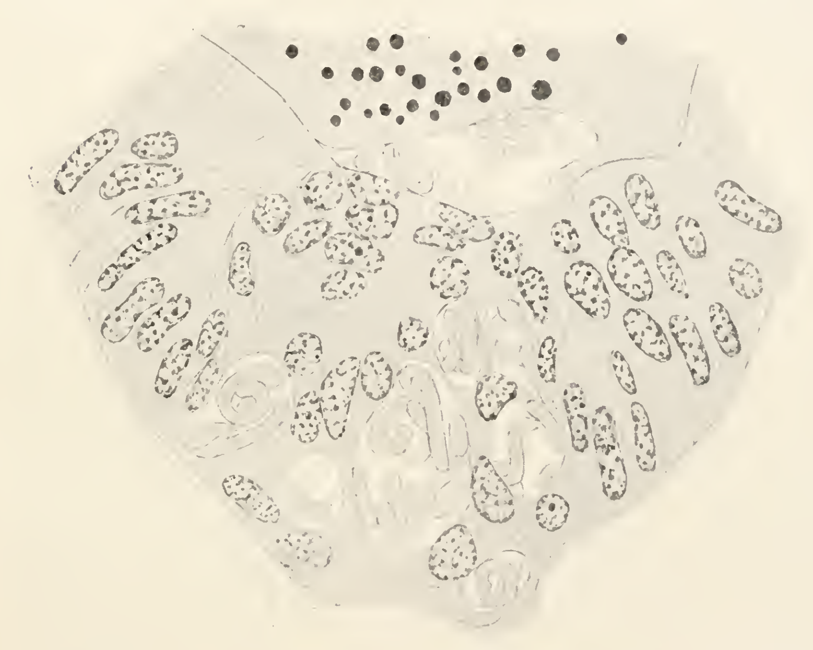


Fig. 95. Infektion des Eies der Kopflaus (frühes Stadium). Original.

die dieser Verlötungsstelle entspricht. Diese späteren Stadien erinnern also stark an das, was wir bei den Cicaden kennen lernten. Auch hier bleiben gelegentlich einige Pilze vor Torschluß im Follikel zurück. Die Infektionsmasse ist im Leben schön rund, nur durch die Fixierung nimmt sie gerne unregelmäßige Formen an. Ich habe bei dieser Schilderung speziell die Verhältnisse bei der Kopflaus im Auge gehabt, aber wo ich auch sonst etwas von der Übertragung gesehen habe, spielte es sich ganz ähnlich ab. Eine lückenlose Serie besitze ich zum Beispiel auch von Haematopinus piliferus, der Hundelaus.

Einiger Worte bedürfen noch die Vorgänge bei der Eiablage. Nach Beendigung der Infektion bildet sich am hinteren Ende des

Eies das merkwürdige, in seiner Bedeutung ganz unklare „Stigma", ein zierlicher, aus einer Anzahl Chitinröhrchen zusammengesetzter Apparat, die auf die umgewandelten, distalen Enden einer Gruppe von Follikelzellen zurückzuführen sind, und zwar gerade derjeniger, durch welche die Symbionten hindurchgetreten waren. Die Vermutung, daß es sich um ein die Atmung der Larve erleichterndes Organ handeln könne, wird dadurch hinfällig, daß gerade diese Stelle durch die Kittmassen, die das Ei an den Haaren, Kleidern usw. befestigt, verklebt wird. Nähert sich das Ei der Ablage, so wird der anschließende Teil der Ampulle stark gedehnt, die Zellen hier entsprechend abgeplattet und schließlich tritt das Ei an der schwachen Stelle durch. Das Lumen der Ampulle ist dann schon gefüllt mit dem Sekret der Kittmassen, die so an die hintere Spitze des Eies gelangen.

Über die Entwicklung der Läuse liegen einige Bemerkungen von Cholodkowsky (1904) vor, die deshalb für uns von Wert sind, weil sich darunter auch auf das Bauchorgan Bezügliches findet. Aus ihnen kann man, wenn man die Erfahrungen über die Pilzorgane bei Hemipteren berücksichtigt, schließen, daß der Pilzkörper durch den auswachsenden, invaginierten Keimstreifen vom hinteren an den vorderen Pol des Eies verlagert wird, hier eine Weile zur Ruhe kommt, während die Mundgliedmaßen und Extremitäten gebildet werden, und dann bei der Umrollung auf die Bauchseite, in die Mitte der Larve gelangt. Hier liegt das Organ bereits vor dem Schlüpfen ganz so in eine Vertiefung des Mitteldarmes eingedrückt, wie im erwachsenen Tier (Fig. 96). Das früheste abgebildete Stadium zeigt das embryonale Mycetom bereits als eine kranzförmig gestellte Zellgruppe, in deren Mitte ein Lumen erscheint und um die eine feine Hülle zieht (*a*). Ich vermute, daß diese Mycetocyten identisch sind mit einer Anzahl Blastodermzellen des hinteren Eipols, die ähnlich, wie etwa bei Camponotus, die Symbionten aufgenommen haben und sich dann nach innen abfalteten, wie das bei Formica vorkommt. Auch dort blieb, wenigstens anfangs, das so entstehende Lumen erhalten.

Doch wären diese Einzelheiten wie auch die Entwicklung der beiden Filialmycetome an den Ovarien noch zu untersuchen. Jedenfalls steht aber fest, daß Mycetom bzw. Mycetocyten auch hier wieder sich von „extraembryonalen" Blastodermzellen herleiten, und wenn bei Camponotus die Zurechnung zum entodermalen Blatt zum mindesten fraglich ist, ist sie bei Haematopinus trotz der Lage

ausgeschlossen. Auch so manche andere Frage ist noch zu klären. Das Studium des feineren Baues der Symbionten und ihr Vergleich bei einer Anzahl Arten steht noch aus, ebenso der feineren Histologie der Mycetome.

In ihnen sind die Pilze vielfach sehr undeutlich und es wäre möglich, wie das Sikora will, daß hier eine allmähliche Entartung einträte, von der das Filialmycetom verschont bliebe; ja es wäre denkbar, daß diese gerade die Ursache für die Entstehung desselben

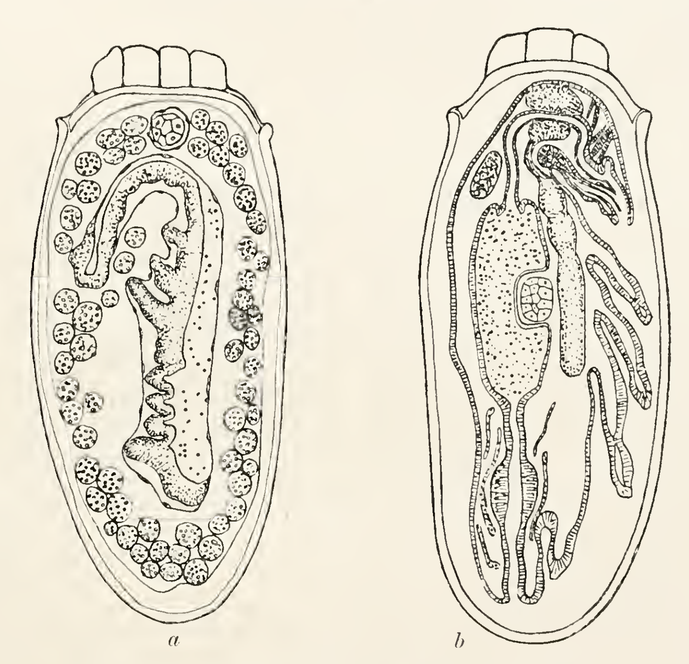


Fig. 96. Zwei Stadien aus der Embryonalentwicklung von Pediculus spec. Nach Choldkovsky.

geworden ist. Sikora teilt nämlich mit, daß in ganz jungen Läusen noch ein deutliches Fadenkonvolut zu finden sei, das sich erst um die Zeit der dritten Häutung in „eine Masse unregelmäßiger Schollen" zu verwandeln scheint. Bei Haematopinus urius sollen die verstreuten Mycetocyten sogar völlig schwinden. Wenn ich, wie gesagt, eine Entartung für sehr wohl möglich halte, von der wir ja bei anderen Objekten auch schon zu reden hatten — ich selbst habe gerade die Mycetome noch nicht genügend studieren können —, so kann ich mich doch der Deutung Sikoras nicht anschließen, wenn sie in der Magenscheibe nur ein provisorisches Mycetom sieht, das die

Aufgabe hat, die Pilze zu beherbergen, bis das Ovarium fertig ausgebildet ist: dessen Entwicklung solle nämlich durch ihre frühere Anwesenheit geschädigt werden, während der Magen, da er im Laufe des Larvenlebens keinen wesentlichen Wandlungen unterliege, durch sie nicht gefährdet werden könne. Dagegen ist zu sagen, daß die Filialmycetome bereits in Tieren vorhanden sind, die noch vor der ersten Häutung stehen, die Entfaltung des Ovars also tatsächlich gar nicht gestört wird und ferner, daß der Sitz der Symbionten am Darm sicherlich nicht nur ein Provisorium ist, sondern mit der Funktion der Pilze zusammenhängt. Unzweifelhaft steht diese mit dem Darmtraktus in irgendeiner Beziehung und daß eine möglichste Beherrschung der ganzen Ausdehnung des Mitteldarmes angestrebt wird, zeigt die Reihe Pediculus, Phthirius — Haematopinus piliferus — Haematopinus urius u. a. doch deutlich genug, die Etappen dieser Anpassung darstellt. Anfangs- und Endglied lassen sich etwa der Reihe Formica—Camponotus vergleichen, bei der die einen Formen die Symbionten noch in Inseln des Fettgewebes sitzen haben, die anderen über den ganzen Mitteldarm verteilen. Dies schließt einen Involutionsprozeß in dem Mycetom nicht aus und es wäre auch denkbar, daß die von Sikora konstatierte Tatsache, daß die Mycetome keineswegs proportional der Körpergröße anwachsen, und die schon von Swammerdam festgestellte, daß die Umrisse unter Umständen so wechselnde sein können, damit im Zusammenhang stehen. Ich hoffe dieser Frage noch nachgehen zu können.

Welcher Art aber mögen die Vorteile sein, die den Wirten von ihren Gästen geboten werden? Die topographischen Verhältnisse wiesen mich von Anfang an auf eine Beeinflussung des Darminhaltes hin und ich habe auch zunächst die Vermutung geäußert, daß sie in irgendeiner Weise die Verdauung unterstützten (1920); die Tatsache jedoch, daß die Nahrung der Läuse kaum Schwierigkeiten hinsichtlich ihrer Ausnützung bietet, zu deren Überwindung man die Dienste eines Spezialisten nötig hätte, und die Vorstellungen, die Schaudinn sich von der Rolle der in den Vorderdarmblindsäcken der Schnaken lebenden Pilze gemacht hat, lassen mich aber wieder davon abkommen und ich habe bereits 1919 gelegentlich eines Vortrages die Hypothese aufgestellt, daß auch bei den Läusen die Symbionten eine mehr biologische Rolle beim Stech- und Saugakt spielten. Man kann sich sehr wohl vorstellen, daß Pilzencyme in das Darmlumen übertreten und beim Einführen des Stechapparates in die Wunde eingepreßt werden. Hier werden sie vermutlich eine

ganz ähnliche Wirkung ausüben, wie bei Culex und Anopheles, d. h. eine lokale Hyperämie erregen, die den Saugakt begünstigt, und die Quaddelbildung erzeugen. Eine Verhinderung der Gerinnung des Blutes jedoch, die den feinen Stechkanal in der Haut verstopfen würde, könnte man eher dem Sekret der in den Vorderdarm mündenden Drüsen zuschreiben, von denen es nicht weniger als drei Paare gibt und über deren verschiedene Funktionen wir nichts wissen.

Natürlich muß man auch hier Experimente als Stütze fordern, gleich denen, die Schaudinn bei Dipteren angestellt hat, also eine Erzeugung von Quaddeln nach Einführung der Symbionten unter die Haut. Ich hoffe, diese demnächst anstellen zu können, nachdem ich einige Vorversuche bereits gemacht habe. Man wird hierzu am besten die Ovarialampullen verwenden, denn bei ihnen ist man sicher, daß nicht durch anhaftende Teile des Darmes etwa anderweitig erzeugte und ebenso wirksame Fermente mitgeschleppt werden. Bestätigen sich meine auf Schaudinns Ergebnissen fußenden Vermutungen, dann eröffnen sich dem Studium der Blutsauger neue Möglichkeiten. Von vornherein ist ja infolge der identischen Wirkung des Stiches auf die menschliche Haut die Wahrscheinlichkeit, daß alle Blutsauger sich pflanzlicher Encyme bedienen, sehr groß. Bekanntlich ist die Empfindlichkeit der einzelnen Personen dem Stich der Schnaken, Läuse usw. gegenüber eine sehr verschiedene. Das würde besagen, daß im menschlichen Organismus Abwehrfermente gegen die von den Symbionten produzierten Stoffe gebildet werden können, und ließe an den Versuch denken, eine solche Schnaken- oder Läusefestigkeit vermittels künstlicher Kulturen der betreffenden Symbionten, die sicher im Bereich des Möglichen liegen, experimentell herbeizuführen.

Damit wird ein Weg angedeutet, der von weltfremden Spezialstudien ausgehend, vielleicht eines Tages mitten in die Praxis der Hygiene hineinführt.

c) Acanthia

Neben den Experimenten besteht noch ein anderer Weg, wenigstens Wahrscheinlichkeitsgründe für unsere Hypothese, die ein einheitliches Verständnis der Insektenstichwirkung anstrebt, herbeizuschaffen, indem man bei anderen Insekten mit gleichen Lebensgewohnheiten Umschau hält, also vor allem die Bettwanzen und die Flöhe in den Bereich der Untersuchung zieht. Ich habe bis jetzt nur die ersteren vergleichen können und stehe auch hier noch

in den Anfängen, aber schon jetzt kann ich mitteilen, daß meine Erwartungen hinsichtlich dieser sich verwirklicht haben. Die Bettwanze besitzt ein eigentümliches unpaares Organ von stattlicher Größe, das im Abdomen dicht unter dem Darm gelegen ist. Berlese (1898) hat es zum ersten Male gesehen und in ihm eine Einrichtung erblickt, deren Aufgabe es ist, die massenhaften, bei der Befruchtung der Eier übrigbleibenden Spermien zu resorbieren und so zur Ernährung des Tieres beizutragen. Tatsächlich ist dies im erwachsenen Tier eine Funktion des Gebildes, aber offenbar keineswegs die alleinige. Die anfangs großen, später zahlreicher, aber kleiner werdenden Zellen des parenchymatösen, von einer Hülle umgebenen, mit Tracheen versorgten Organes enthalten in Menge stäbchenförmige Bakterien, die hier schon lange, bevor die erstgenannte Rolle des Organes in Frage kommt, das Plasma durchsetzen. Man kann sie in der lebendigen Zelle drehende und schlängelnde Bewegungen ausführen sehen, zum Teil gehen sie in ovale oder kokkenförmige Gebilde von äußerster Kleinheit über. Der Vergleich beider Geschlechter, die Art der Übertragung und vieles andere bleibt noch zu erforschen, aber das Vorhandensein eines Mycetoms dicht unter dem Darm eines weiteren blutsaugenden und quaddelbildenden Insektes gibt jedenfalls zu denken.

6. Allgemeine Betrachtung der Insektensymbiose

a) Die Wohnstätten der Symbionten

Nachdem wir Gruppe für Gruppe eingehend geschildert haben, soweit wir heute von ihr wissen, daß sie in intrazellularem, symbiontischem Verhältnis zu einem pflanzlichen Mikroorganismus steht, und eine überreiche Fülle von Einzelheiten dabei kennen gelernt haben, erscheint es nötig, in Kürze dieses ganze Material noch einmal zu überfliegen und dabei auch dem einen oder anderen Gesichtspunkt Raum zu geben, der bei der speziellen Behandlung nicht genügend gewürdigt wurde, bei einer vergleichenden sich aber notwendig einstellt. Beginnen wir mit einer Betrachtung der Wohnstätten und steigen wir dabei vom Einfachen zum Komplizierten hinauf. Wir haben unser Thema auf die intrazellularen Symbionten beschränkt, dürfen aber darüber nicht vergessen, daß damit nur ein Teil der zahlreichen Möglichkeiten einer Vergesellschaftung von Tier und Pflanze umschrieben wird. Tatsächlich müßten wir, wenn wir das Problem erschöpfen wollten, eine Dreiteilung desselben vor-

nehmen und zuerst die Fälle abhandeln, bei denen der vom Tier gepflegte und ausgenützte Organismus außerhalb seines Körpers lebt, wo also das Tier gewissermaßen zum Gärtner wird. Derartige Symbiosen sind natürlich ungleich lockerer, aber sie sind für die intrazellulare Symbiose aus mehreren Gründen von großem Interesse. Bis jetzt kennen wir nur unter den Insekten solche Pilzzüchter, und zwar bei Ameisen, Termiten, Borkenkäfern und einer Anzahl gallenerzeugender Dipteren. Die tropischen Ameisen der Gattung Atta gehören fast alle hierher, von denen viele gelernt haben, in ihren Behausungen die Mycelien hochstehender Hutpilze nicht nur zu kultivieren, sondern durch geeignete Behandlung ihnen seltsame, besonders eiweißreiche Wucherungen aufzuzwingen, von denen sie sich ausschließlich ernähren; einen geeigneten Nährboden schaffen die meisten ihren Symbionten, indem sie massenhaft Blattabschnitte eintragen und zweckmäßig zerkauen, andere verwenden hierzu Raupenkot, wieder andere Antheren von Pflanzen. Daß aber durch die Neugründungen von Kolonien diese nicht des Pilzes verlustig gehen, erreichen sie dadurch, daß die Königin, auf die dieselben ja allein zurückgehen, in ihrer Infrabuccaltasche eine kleine Portion desselben mitnimmt, in ihren Kessel isoliert alsbald wieder ausbricht und mit ihren Exkrementen sorgfältig düngt. Es wird hierzu also eine zwischen Speichelgang und Mundhöhle gelegene, ziemlich große Höhlung benutzt, die die übrigen Ameisen auch besitzen, wenn wir auch über ihre sonstige Bedeutung nur mangelhaft unterrichtet sind. Zieht man die ursprünglicheren Einrichtungen anderer zur Atta-Gruppe gehöriger Ameisen zum Vergleich heran und denkt man an die Verwandten, die im Humus und in moderndem Holz leben, wo ihnen alle möglichen Pilze zur Nahrung dienen werden, so kann man sich eine allmähliche Entwicklung solcher Symbiosen sehr leicht vorstellen.

Unter den Termiten ist das Pilzezüchten viel verbreiteter als bei den Ameisen, allein von der Gattung Termes, der allerdings die meisten angehören, kennen wir schon etwa 30, die diese Gewohnheit besitzen. Der Nährboden, auf dem die Termitenpilze, vor allem Volvaria- und Xylaria-Arten, gedeihen, besteht ausschließlich aus verholztem, pflanzlichem Gewebe, das von den Arbeitern in geeigneter Weise vorbereitet worden war und ständig erneuert wird. Es handelt sich also wieder um das gleiche Prinzip, durch einen geeigneten Transformator aus einem unzugänglichen Material eine hochwertige Nahrung zu gewinnen. Über die zoologischen

und physiologischen Einzelheiten der Termitensymbiose sind wir jedoch noch sehr mangelhaft unterrichtet; hinsichtlich so mancher noch ungeklärten Frage sei auf Escherichs „Termiten" (1909) verwiesen.

Bei zahlreichen Borkenkäfern werden die Wände der Fraßgänge von ständig vorhandenen Pilzen ausgekleidet, die den Insassen zur Nahrung dienen; wie hier das Zusammenleben garantiert wird, klärten die Untersuchungen von Schneider-Orelli (1911) auf. Er fand, daß die in Kältestarre überwinternden Weibchen (von Xyleborus dispar) sämtlich vorher noch eine Anzahl solcher „Ambrosia"-Zellen in sich aufgenommen und im magenartig erweiterten vorderen Teile des Mitteldarmes deponiert hatten und daß diese nach dem langen Aufenthalt im weiblichen Körper ohne Schwierigkeiten zum Keimen zu bringen sind, was mit dem Wandbelag kaum möglich ist. Ob sie bei der Neuanlage im Frühjahr durch den Mund ausgebrochen werden, wie Schneider-Orelli vermutet, oder mittels der neuaufgenommenen Holzsplitter durch den After herausgedrängt werden, wie Neger (1911) meint, ist noch nicht sichergestellt. Lockerer ist die Verknüpfung hinsichtlich der Übertragungsweise offenbar bei den „Ambrosiagallen" der Dipteren, Asphondilia-Arten usw., die sich auf den verschiedensten Pflanzen, auf Leguminosen, Umbelliferen, Asperifoliaceen usw. finden und die dadurch ausgezeichnet sind, daß ihre innere Wandung stets wieder mit einem Pilzmycel austapeziert ist, das von der Larve abgeweidet wird. Neger (1910) und Ross (1914) kommen hier zu der Ansicht, daß sich die Fliege erst als Imago nach Verlassen der Galle mit Conidien äußerlich, insbesondere in der Gegend des Legestachels, besudelt, die nicht in die Gallenhöhlung, sondern nach außen entleert werden. Die außerordentliche Regelmäßigkeit, mit der Pilz und Insekt zusammen leben, lassen aber doch dem Verdachte noch Raum, daß weitere über eine zufällige Besudelung hinausgehende zweckmäßige Einrichtungen getroffen sind. Ich habe mich durch Untersuchung auf Schnitten davon überzeugt, daß jedenfalls die Eier selbst steril bleiben (s. Ross, S. 594). Daß eine Aufnahme in den Darmkanal der Imago in Frage kommt, glaubt Neger ablehnen zu müssen, restlos geklärt scheint mir die Frage noch nicht zu sein.

In all diesen geschilderten Symbiosen ist das physiologische Endergebnis das gleiche. Der tierische Organismus erweitert durch sie seine Ernährungsmöglichkeiten, indem er vor allem die Fähigkeit

der Pilze, aus ihm unzugänglichen Holz- und Cellulosesubstanzen Eiweiß aufzubauen, sich zugute kommen läßt; aus den mannigfachen Anpassungen der Instinkte geht deutlich hervor, welchen Wert diese Nahrung für ihn besitzt. Für gewöhnlich gelangen die Symbionten nur in den Darm der Tiere, um verdaut zu werden; uns interessiert hier vor allem, daß es aber außerdem, von den Dipteren vielleicht abgesehen, zu gewissen Zeiten auch zu einer mehr oder weniger lange dauernden Einverleibung derselben ohne darauffolgende Verdauung zum Zwecke der Übertragung kommt.

Denn auf solche Weise leiten sie unmittelbar über zu den zahlreichen Fällen, in denen ständig im Darmlumen des Wirtes pflanzliche Mikroorganismen der verschiedensten Art leben und sich hier in irgendeiner Weise dem Wirte nützlich machen. Auch sie fallen zunächst nicht in den Rahmen unseres Buches, obwohl hier die Beziehungen zu den intrazellularen Symbiosen naturgemäß noch viel innigere werden als bei den Pilzzüchtern. Es kann kein Zweifel darüber bestehen, daß wir heute, insbesondere was die wirbellosen Tiere anlangt, hier erst ganz am Anfang unserer Erkenntnis stehen, was vor allem davon herrührt, daß neben symbiontischen Formen im Darm eine Menge Saprophyten, harmloser Kommensalen und gefahrbringender Parasiten lebt und daß die nützliche Rolle derselben im Haushalt des Tieres meist nicht schon aus den organologischen Verhältnissen und denen der Übertragungsweise abgeleitet werden kann, sondern erst eine genauere Prüfung der chemischen Fähigkeiten in Reinkulturen die Berechtigung der Bezeichnung Symbionten ergeben muß. An die Darmsymbiose bei Warmblütlern (Vögeln und Säugetiere) kann hier nur erinnert werden; in die Kategorie nützlichen Zusammenlebens fallen offenbar unter den Insekten die von Krassiltschik gemachten Beobachtungen an Bakterien des Darmtraktus bei gewissen Aphiden, ferner die von Forbes an Heteropteren, bei denen dieser in Blindsäcken des Darmes, den cordons valvuleux von Dufour, regelmäßig Bakterien fand, die von Art zu Art verschieden, innerhalb derselben aber konstant waren. Die Angaben des letzteren kann ich nur bestätigen. Diese in vier Reihen angeordneten, reich mit Tracheen versorgten Ausstülpungen, die sich, meist lebhaft orange gefärbt, über eine weite Strecke des Mitteldarmes ausdehnen, gehören zu den markantesten symbiontischen Einrichtungen bei Insekten. Auch die interessanten Erfahrungen Schaudinns an Symbionten der Culiciden sind hier anzuführen und vor allem auch die wert-

vollen Studien Petris an der Olivenfliege. Von gewissen Fliegenlarven teilt ferner Guyénot (1906) mit, daß Bakterien, die normalerweise in ihnen leben, aus dem Munde auszutreten pflegen, um die Nahrung in zweckmäßiger Weise vorzubereiten. Bogdanow kam zu der Überzeugung, daß zum Gedeihen der Fleischfliegenlarven zwei verschiedene Bakterien nötig sind, von denen eines durch die Eier übertragen werden soll, das andere aus der Luft stamme, teilte aber nichts Genaueres über den Sitz derselben mit. Endlich muß an die massenhaft in dem ungewöhnlich erweiterten Enddarm von Leucotermes lucifugus lebenden Ciliaten erinnert werden, die nach Feytaud (1912) mit der Verdauung der Holzpartikelchen dieser keine Pilze züchtenden Form zusammenhängen müssen.[1] Wie auch auf Grund einer solchen Wohnstätte ein inniges Zusammenleben möglich werden kann und insbesondere wie sich leicht Brücken von diesem zu einer intrazellularen Verquickung schlagen lassen, zeigt ein Teil der angezogenen Beispiele. Besondere Abschnitte des Darmkanales können für die Symbionten reserviert werden, sei es, daß es sich lediglich um Ausbuchtungen handelt oder daß diese mehr den Charakter von drüsenähnlichen Blindsäcken bekommen, und als wir die Olivenfliege mit den Anobien verglichen, sahen wir, daß der Teil des Darmes, der dort in seine Zellen die Hefen aufnimmt, ganz der gleiche ist, der hier die Wandung der bakteriengefüllten Säcke bildet. Daß auch Mittel und Wege gefunden werden können, um unter solchen Umständen den Fortbestand der Symbiose zu garantieren, lehren die Culiciden und Dacus. Für gewöhnlich mögen solche Tiere auf eine dem Zufall überlassene Neuinfektion mit dem Futter angewiesen sein, die ja auch einen hohen Grad von Sicherheit mit sich bringen kann, wie die Warmblütler lehren; aber bei Dacus gelang es dem Wirte, vorzüglich funktionierende Beschmierdrüsen für die Eier zu entwickeln, wie wir sie nach dem gleichen Prinzip gebaut und angeordnet bei den Anobien, also Tieren mit intrazellularer Symbiose, wiederfanden, und man darf vermuten, daß man im Laufe der Zeit noch mehr solche Einrichtungen findet. Ja, daß sich ein derartiger Wohnsitz und Eiinfektion nicht notwendig ausschließen müssen, können wir Schaudinn entnehmen, der seine quaddelerzeugenden Symbionten auch in den Eiern nachweisen konnte. Auch meine Beobachtungen an Hetero-

1) Vergleiche hierzu den Abschnitt: Irrwege der Symbiontenforschung.

pteren machen eine Eiinfektion der darmbewohnenden Bakterien sehr wahrscheinlich. Ich fand sie nämlich intrazellular in den dem Eiende anliegenden Follikelzellen, von wo sie vermutlich in das Ei übertreten. Wie trotz eines derartigen vorübergehenden intrazellularen Lebens die Symbionten im Laufe der Embryonalentwicklung wieder in das Darmlumen zurückgelangen können, geht sehr schön aus dem Verhalten der Blattidensymbionten hervor, die gewissermaßen versehens, vielleicht einer historischen Reminiszenz folgend, in das Lumen des Mitteldarmes gelangen und in letzter Stunde, ihr begleitendes Zellmaterial im Stiche lassend, in das Fettgewebe flüchten.

Einen Teil der Darmsymbiosen kann man sich leicht dadurch entstanden denken, daß Pilzzüchter ihre Kulturen einfach in ihr Inneres hinein verlegt haben, wo ja ohnedies zerkautes Holz und Pilzzellen ständig zusammenkommen; bei den meisten aber wird es sich darum handeln, daß an der Nahrungsstelle zunächst wildlebende, aber durch ihre Fähigkeiten wertvolle Pilze und Bakterien mitsamt dem Futter zufällig immer wieder aufgenommen und allmählich ständig angesiedelt wurden. Eine weitere wichtige Quelle stellt aber auch die durch die Exkremente der Tiere angelockte Mikrofauna dar. Das gilt besonders für die Pflanzensäfte saugenden Cicadarien und Phytophthiren, vielleicht auch für die Thripsiden, bei denen noch nach Symbiosen geforscht werden muß, deren Ausscheidungen ja noch so einen hohen Zuckergehalt besitzen. In ihnen lebt eine üppige Flora, wobei insbesondere gerade Hefepilze reichlich vertreten sind. In dem Honigtau von Physokermes piceae, der sich hier in großen Tropfen sammelt und vor allem dem Rußpilze einen günstigen Nährboden bietet, traf ich Saccharomyceten, die den in der Schildlaus selbst lebenden außerordentlich ähnlich waren. Daß die Erde reichlich mit Saccharomyceten durchsetzt ist, die nur auf günstige Vegetationsbedingungen, insbesondere die Zeit der reifenden Früchte warten, um sich zu vermehren, ist bekannt. Im Inneren der Gallen von Chermes und Phylloxera wimmelt es nach Petri (1909) und Portier (1918) von pflanzlichen Mikroorganismen.

Jedenfalls geht aus diesen wenigen Andeutungen schon hervor, daß das nötige Ausgangsmaterial an pflanzlichen Organismen zur Begründung einer Darmsymbiose nirgends in der Natur fehlt, vielmehr die Vorbedingungen zu einer Ausnützung derselben durch die Insekten und natürlich die ganze übrige Tierwelt in tausend-

fältiger Weise gegeben sind. Der Weg der Acquisition aber kann nach dem Voranstehenden a priori ein zweifacher sein, neben einer aktiven, wenn auch unbeabsichtigten Aufnahme durch den Mund kann ein Eintritt vorher in den Exkrementen wohnender Formen durch den After sehr wohl, wenn auch erst in zweiter Linie, in Frage kommen.

Die dritte Gruppe erst enthält Formen, bei denen der wesentliche Schritt getan wurde, den Gästen Zellen des Wirtsorganismus als Wohnstätten zur Verfügung zu stellen, die Symbiose also zur intrazellularen wird oder wenigstens zu einer interzellularen, die ihnen in der Leibeshöhlenflüssigkeit zu leben gestattet. Als erste Etappe einer Anpassung in dieser Richtung muß man es wohl ansehen, wenn die Symbionten in den Epithelzellen des Darmes leben, also aus dem Lumen desselben dorthin übertreten, und man sollte erwarten, daß dies ein besonders häufig verwirklichter Fall ist. Tatsächlich trafen wir ihn aber nur sehr selten an. Zunächst ist hier an die Angaben Portiers zu erinnern, die sich auf minierende Lepidopterenlarven bezogen. Sie lauten so, daß man sich vorstellen kann, daß es sich hier um einen phylogenetisch noch sehr jungen Fall handelt, denn bei diesen Tieren sollen die Symbionten teils noch im Darmlumen, teils in den Darmzellen selbst leben, ja auch fast alle übrigen Gewebe des Körpers heimsuchen; was Portier mitteilt, macht überhaupt so den Eindruck einer ungeregelten Überschwemmung, daß man in der Beurteilung einige Zurückhaltung bewahren muß. Jedenfalls aber darf man vermuten, daß aus derartigen Zuständen heraus ein geregeltes Zusammenleben sich entwickeln kann. Ein solches ist dann bei den Anobien, die in so vielen Punkten auch an die Olivenfliege erinnerten, erreicht worden, die als Typus einer echten Symbiose im Darmepithel zu gelten haben. Welch ein Unterschied zwischen den zügellosen, den ganzen Darm heimsuchenden Isarien bei den Schmetterlingen und den Hefen, die hier in einem eng umschriebenen, zweckmäßig gelegenen Abschnitt lokalisiert sind und denen, im Gegensatz zu dort, die besiedelten Zellen ausschließlich zur Verfügung gestellt werden, während sie bei jenen noch die normalen Funktionen der Darmepithelzelle beibehalten! Der ungleich höher entwickelte Grad der Anpassung gibt sich auch deutlich in den komplizierten Übertragungseinrichtungen zu erkennen, die wir bei diesen Käfern nachweisen konnten. Weitere echte Darmzellsymbionten jedoch kennen wir bis jetzt

nicht; bei Camponotus konnten wir ja nicht mit Sicherheit entscheiden, ob die zwischen die Darmzellen eingekeilten, von den Pilzen bewohnten Elemente wirklich entodermaler Herkunft sind.

Die Seltenheit solcher Symbiosen muß wundernehmen, wenn man daran denkt, daß an dieser Stelle sich die von außen kommenden Organismen am ehesten einnisten können und daß das Darmepithel der gegebene Platz ist, um ausgiebig auf den Speisebrei einwirken zu können. Denn daß dies vielfach die Aufgabe der Symbionten ist, daran dürfte ja kein Zweifel sein und das oft so deutliche Bestreben nicht im Darmepithel lebender Symbionten, diesem möglichst nahe zu kommen, auf das wir noch zu sprechen kommen, spricht ja auch dafür. Es müssen also wohl Gründe vorhanden sein, die ein Verlagern derselben in den Bereich des mittleren Keimblattes wünschenswert erscheinen lassen. Zwei derartige lassen sich namhaft machen. Einmal stellt das Darmepithel angesichts der Einschmelzungsvorgänge während der Puppenruhe einen sehr gefährdeten Wohnsitz dar, denn dieses wird ja, seien nun die cytolytischen Prozesse stürmische oder gemäßigte, auf jeden Fall abgestoßen und resorbiert. Um dabei nicht der Insassen verlustig zu gehen, bedarf es einer rechtzeitigen Neuinfektion der Kryptenzellen, und wir konnten zeigen, daß diese tatsächlich bei den Anobien durchgeführt wird. Und ferner hat es den Anschein, wie wenn eine Infektion der Eier, also ein für die Anbahnung inniger Verhältnisse sehr wichtiger Prozeß, vom Darmepithel aus viel größere Schwierigkeiten bereitet, als etwa vom Fettgewebe aus. Die Anobien sind nicht nur die einzigen Insekten, die eine ausschließliche Darmzellsymbiose aufweisen, sondern auch die einzigen, die nicht ihre Eizellen infizieren, sondern auf eine Neuinfektion durch den Mund angewiesen sind. Ich vermute, daß zwischen beiden Faktoren ein tieferer Zusammenhang besteht. Wohl erreichen die Anobien noch auf anderem Wege eine Garantie der Übertragung, aber es fällt ihnen, wenn ich so sagen darf, sichtlich schwer, und sie treffen zu dem Zweck Vorkehrungen, die bei allen anderen Insekten mit intrazellular lebenden Symbionten unnötig sind.

Einen Ausweg, der überall sonst gewählt wird, bedeutet es, wenn die ja zweifellos auch hier ursprünglich durch das Darmepithel aufgenommenen Symbionten in das Innere des Körpers verlagert werden. Dort erst entfalten sich dann kompliziertere Einrichtungen. Die ursprünglichsten Zustände, wenn wir als

solche diejenigen bezeichnen, bei denen der Aufwand des Wirtes am geringfügigsten ist, haben sich bei den Lecanien erhalten, wo die Hefepilze massenhaft in allen Regionen des Körpers in der Leibeshöhlenflüssigkeit treiben und von hier wahllos in Fettzellen ein- und wieder austreten können. Wir können solche Zellen, die dann ihre anderweitigen Funktionen ungestört beibehalten, als fakultative Mycetocyten bezeichnen. In der Regel aber tritt eine Spezialisierung ein und es werden obligatorische Mycetocyten als Pilzwohnung zur Verfügung gestellt. Ein Beispiel dafür bieten die Blattiden, bei denen gewisse Zellen, die entwicklungsgeschichtlich hier offenbar mit echten Fettzellen identisch sind, in gesetzmäßiger Anordnung zwischen solche eingelagert, zu ausschließlichen Bakterienherbergen werden. Zwischen beiden Kategorien finden sich natürlich Übergänge. Die seltsamen Mycetocyten, die im ganzen Körper der Orthezia verteilt sind, wird man wohl als obligatorische bezeichnen, obwohl sie in ihrem Inneren noch einen riesigen Fetttropfen bergen. Jedenfalls heben sie sich auf den ersten Blick scharf gegen die typischen Fettzellen ab und die verpilzten Fettzellen mancher Cicaden gehören zwar zu den fakultativen, da sie Fett, Glykogen und Urate führen und durch alle Übergänge mit Fettzellen ohne Hefen verbunden sind, aber diese sind hier doch nicht so freizügig wie bei einem Lecanium und gewisse Regionen des Fettgewebes bleiben stets frei von ihnen.

Typische obligatorische Mycetocyten sind es auch, die bei den meisten Haematopinus-Arten sich hinter und in dem Darmepithel ausbreiten und eine ganz entsprechende Lage bei den Camponotus-Arten besitzen. Hier sind Übergänge zwischen pilzhaltigen und pilzfreien Zellen völlig ausgeschlossen.

Das gleiche ist stets dann der Fall, wenn eine Reihe von Mycetocyten zu einem geschlossenen Organ zusammentreten, das wir dann als Mycetom bezeichnen. Auf seiner niedersten Stufe stellt ein solches eine Gruppe Pilze oder Bakterien führender Zellen dar, die von einem stark abgeplatteten, nur hier und da einen Kern zeigenden Epithel umhüllt ist. Derart sind die Mycetome der Aphiden, Chermiden und Aleurodiden gebaut, ferner das Organ, das ich bei Haematopinus piliferus fand und vermutlich auch die Gruppen von verpilzten Zellen im Abdomen der Formica-Arten. Im einzelnen können sie recht verschieden gestaltet sein. Ursprünglich unpaar (wie das von Haematopinus), neigen sie dazu, sich beiderseits stärker zu entwickeln, so daß oft nur eine unauffällige

Brücke einen rechten und linken Flügel noch verbindet (wie bei den Blattläusen und einzelnen Aleurodes-Arten), und zerschnüren sich unter Umständen in zwei völlig gesonderte Teile (die meisten Aleurodes-Arten). Natürlich können auch hier leicht Übergänge zu isolierten Mycetocyten sich einstellen, wenn das Organ das Bestreben äußert, sich in einzelne Zellgruppen zu zersplittern, wie bei den Chermiden.

Eine Steigerung kann die Komplikation der Mycetome in mehrfacher Weise erfahren; zunächst wird vielfach das Epithel nicht einfach lediglich als zusammenhaltende Hülle verwendet, durch die der jeweilige Stoffaustausch hindurchgeht, ohne sichtbare Zeichen zu hinterlassen, sondern es wird zum Sitz zwar noch völlig unbekannter, aber vermutlich wichtiger chemischer Prozesse. Die Zellen werden dann plasmareicher, schließen dicht aneinander und können unter Umständen an ein Darmepithel mit Stäbchensaum erinnern, wie bei den Cicaden im engeren Sinn, oder sie bilden ein zusammenhängendes Netz, das auch Ausläufer und Kerne zwischen die Mycetocyten hineinsendet und dieses so in einzelne Fächer aufteilt (Coccinen, Monophlebinen). Jedesmal aber enthält es dann charakteristische Einschlüsse, vornehmlich gelbe bis orangefarbene Pigmentkörnchen, die dem Organ seine charakteristische Färbung verleihen und die sonst in den Mycetocyten selbst auftreten (Aleurodes), zum Teil auch ringförmige und stäbchenförmige Gebilde unbekannter Zusammensetzung (Cicada). Auch die opake, gelbliche Umhüllung des Mycetoms von Pediculus und Phthirius gehört hierher. Weiterhin macht sich an solchen gehobenen Mycetomen eine Steigerung der Sauerstoffversorgung bemerkbar. War diese bei den Aphiden etwa oder auch bei Aleurodes keineswegs besonders in die Augen fallend, so werden nun starke Äste, wie bei dem unpaaren Mycetom der Coccinen oder bei Aphrophora, zur Verfügung gestellt oder gar das vollständige Tracheenpaar eines Segmentes geopfert (Cicada). Nicht nur daß dann die Oberfläche reich umsponnen ist von den Luftwegen, die zarteren Äste dringen durch das Epithel (Coccinen und Cicada) oder Lücken (Aphrophora) benutzend, in das Innere des Mycetoms, treten an die einzelnen Mycetocyten heran und in sie hinein (Pseudococcus) oder werden auf besonderen Plasmastraßen tief in das Innere von Mycetosyncytien geleitet.

Eine Neigung zur Syncytienbildung tritt in den Mycetomen sehr häufig auf; entweder ist dann das ganze von Symbionten be-

wohnte Gebiet in ein solches aufgegangen (Cicada) oder es bleibt ein Randbezirk von Mycetocyten, der ein zentrales Syncytium umhüllt (Psylliden, Cicadelliden). Dies hängt mit der interessanten Erscheinung zusammen, die uns bei Psylliden und Cicadarien begegnete und die wesentlich dazu beiträgt, ihren Bau zu verwickeln. Eine phylogenetisch offenbar jüngere β-Rasse des Symbionten, die in einem Syncytium lebt, haust entweder ganz gesondert vom Mycetom der α-Rasse in einem Filialmycetom (Ptyelus) oder wird, an Ausdehnung zunehmend, von den Mycetocyten der ersteren locker umhüllt (Aphrophora) oder fest umschlossen, so daß ein Mycetom wie aus einem Guß entsteht (Psylliden).

Entsprechendes hat sich in konvergenter Weise bei den Psylliden durchweg und bei den Cicada-Arten zum Teil herausgebildet. Da bei letzteren die α-Rasse bereits in einem Syncytium wohnte, entstanden hier Mycetome, die von zwei ineinandergeschachtelten Syncytien und einem pilzfreien Epithel aufgebaut sind. Sie stellen, da auch die Tracheenversorgung hier eine vollendete ist, den Höhepunkt der Entfaltung in dieser Reihe von aufsteigender Komplikation dar.

Die Form der Mycetome stellt auch bei diesen Endgliedern nur einen untergeordneten Faktor dar. Die Psyllidenmycetome schließen sich an die der Aphiden ziemlich eng an, bleiben aber geschlossener, etwa die Umrisse eines Schmetterlings bewahrend, die Coccinen haben ebenfalls unpaare, aber zum Teil regelmäßig eiförmige, zum Teil gelappte Organe, bei den Monophlebinen (Icerya) sind dieselben paarig geworden und außerdem noch jederseits in sieben zum Teil sehr kleine Teilorgane zerklüftet worden. Damit erinnern sie an die Erscheinung, daß bei allen Cicadarien, soweit sie Mycetome besitzen (ob sie alle welche aufweisen, ist noch ungewiß), diese paarig vorhanden sind. Auch die Tendenz der Aufteilung kehrt fast allgemein bei ihnen wieder; nur bei einem Teil der Cicadelliden kommt jederseits nur ein Organ vor, bei manchen ist es unregelmäßig gelappt, bei anderen in einzelne Teile aufgelöst. Durchweg ist das bei den Cicadeen der Fall, wo diese jedoch nicht wie dort hintereinander gelagert werden, sondern einen durch die Tracheen zusammengehaltenen Büschel runder oder annähernd runder Kügelchen darstellen.

Was die Lagebeziehungen zu den übrigen Organen anlangt, so ist hier familienweise zu unterscheiden. Bei den Phytophthiren und Cicadarien liegen die Organe bzw. die Mycetocyten im Fett-

gewebe, ohne daß eine spezifische Tendenz zu anderen Organsystemen hin sich bemerkbar machen würde, vor allem ohne daß die Neigung, in näheren Kontakt zum Darmkanal zu gelangen, aus den topographischen Befunden zu entnehmen wäre. Höchstens könnte man von einem Bestreben, in Fühlung mit den Geschlechtsorganen zu bleiben, reden, was für die Infektion der Eier ja von Bedeutung wird, sobald die Symbionten in eigenen Zellen und Organen seßhaft geworden sind; ja in einem Fall konnten wir geradezu darauf abzielende Lageveränderungen der Mycetome feststellen, die seltsamerweise im männlichen Geschlecht ohne inneren Grund mitgemacht wurden (Aleurodes). Anders ist dies bei den Pediculiden und Formiciden. Hier ist es sichtlich der Wille des Organismus, seine Symbionten möglichst dem Darm zu nähern und über denselben zu verteilen; und in beiden Fällen besitzen wir neben Stadien, die dies in vollendeter Weise verwirklicht zeigen, solche, bei denen dies nur in relativem Grad oder noch gar nicht erreicht ist. Pediculus und Phthirius besitzen die sogenannte Magenscheibe, also ein Mycetom, das sich tief in das Epithel des Magens hineindrückt und dieses vorzubuchten vermag; Haematopinus piliferus ein langgestrecktes, den Magen ein gutes Stück begleitendes Mycetom und die anderen Haematopinus-Arten isolierte Mycetocyten, die über den ganzen Mitteldarm zerstreut sind und sich fast bis zum Lumen vordrängen, oft von ihm nur etwa durch einen Plasmasaum gesondert, der nicht viel breiter ist als der Bürstenbesatz. Und auf der anderen Seite: Formica fusca mit paarigen Gruppen von Mycetocyten im Fettgewebe des Abdomens, und alle Camponotus-Arten mit Mycetocyten, die — ganz ähnliche Organismen mit sicher gleichen Funktionen enthaltend — sich in geschlossener Flucht, also noch viel dichter als bei Haematopinus, zwischen und hinter den Darmepithelzellen aufpflanzen. Hatten wir bei den Pflanzensäfte saugenden Insekten ein Bestreben der Mycetocyten festgestellt, sich zu immer höher organisierten Organen zusammenzuschließen, so tritt uns hier an zwei Stellen das Gegenteil hervor. Die an sich schon durch die Entwicklungsgeschichte nahegelegte Form des primitiven Mycetoms ist hier primär und die Auflösung in Mycetocyten sekundär im Zusammenhang mit den Funktionen der Symbionten, die bei diesen Tieren Beziehungen zum Darmlumen haben müssen, eingetreten. Man könnte die phylogenetische Ausdeutung der Befunde bei den Pediculiden noch weiter treiben und sich vorstellen, daß von einem so ursprünglichen Mycetom

wie bei Haematopinus piliferus, das nur eine sehr einfache Umhüllung besitzt und sich noch nicht in das Darmepithel einsenkt, zwei Entwicklungsreihen ausgegangen sind, eine, die den Verband des Mycetoms sprengt (andere Haematopinus) und eine andere, die einen Weg fand, unter Beibehaltung des Mycetoms auf den Darminhalt einigermaßen energisch einzuwirken und deshalb auf die Bildung von isolierten Mycetocyten verzichtend, das Mycetom auf eine höhere Stufe der Vollendung stellen konnte. Unwillkürlich stellen sich bei der Schilderung dieser Vorgänge gerade hier personifizierende Ausdrücke ein, wo tatsächlich eine sorgende Individualität einer Schar von Fremdlingen gegenübersteht. Je mehr Vergleichsmaterial wir im Laufe der Zeit gewinnen werden, desto eher werden sich solche Reihen, auf deren erst die Dinge belebende Aufstellung ich großen Wert lege, ganz von selbst ergeben und sie werden dann nicht nur von Bedeutung für rein historische Fragen sein, sondern auch vielfach zu aufschlußreichen Hinweisen auf die Art der Funktionen führen. Denn wie einerseits die Entwicklungsrichtung bei diesen beiden Familien auf Vorgänge im Darmlumen oder beim Übertritt von Stoffen in das Darmepithel selbst zeigt, so lehren umgekehrt die zu einer anatomischen Reihe sich fügenden Willensäußerungen der Zuckersäfte liebenden Pilz- und Bakterienwirte, daß die Funktionen ihrer Insassen sich fern vom Darm in vorzüglicher Weise abspielen können. Ähnliches gilt für die Blattiden. Denn bei den vielen Arten, die nun verglichen wurden, offenbart sich stets die gleiche Vorliebe der Bakterien, inmitten der Fett- und Urate speichernden Zellen zu leben, diesen folgend sich über den ganzen Körper auszudehen, keineswegs aber die Nachbarschaft des Darmes zu bevorzugen.

b) Die Übertragungsweise der Symbionten

Die Art und Weise, wie die Symbiontenträger dafür sorgen, ihre Insassen der nächsten Generation zu übermitteln, gehört zu den reizvollsten Kapiteln unseres abwechslungsreichen Stoffes. Wir stehen, wenn wir die Verhältnisse bei den Insekten noch einmal vergleichend überschauen wollen, vor einer verwirrenden Fülle von Einzelheiten. Deshalb seien alle Möglichkeiten, die bisher bekannt geworden sind, zunächst in einer Tabelle zusammengestellt, und diese dann von einigen erläuternden Worten gefolgt. Von ständigen Bewohnern des Darmlumens sei hierbei abgesehen.

I. Infektion der Larve durch den Mund beim Verlassen der Eischale (Anobien).

II. Infektion der Eier

1. durch Symbionten, die in der Lymphe frei treiben oder zu diesem Zwecke die Mycetocyten bzw. Mycetome verlassen.
   a) allseitige Infektion des Follikels und vorübergehende Invasion des ganzen Eies; endliche Verlagerung an den hinteren Pol (Ameisen),
   b) Durchtritt der Symbionten an beliebigen Stellen des Follikels und zeitweiser Bakterienbelag auf dem ganzen Ei; endliche Verlagerung an beide Pole (Blattiden),
   c) Infektion des Eies an der Eintrittsstelle des Nährzellstranges,
      a_1) durch wenige isolierte Pilze (Lecaniinen),
      b_1) durch in eine Anzahl Gallertklumpen vereinigte Bakterien (Coccinen),
   d) Infektion am hinteren Eipol,
      a_1) durch isolierte Pilze,
         a_2) die in kontinuierlichem Zug eintreten (Aphiden),
         b_2) die sich im Follikel sammeln, vereint eintreten und
            a_3) aus einer Symbiontenart zusammengesetzt sind (Icerya),
            b_3) aus zweierlei Symbionten (Cicada, Aphrophora),
            c_3) aus dreierlei Symbionten (Aphalara?),
      b_1) durch in viele Gallertklumpen vereinte Bakterien (Orthezia),
2. durch ganze Mycetocyten am hinteren Pol (Aleurodes),
3. durch einzelne Symbionten, die aus einem nur der Infektion dienenden, am Vereinigungspunkt der Eiröhren gelegenen Filialmycetom austreten (Pediculiden).

III. Infektion der Embryonen auf dem Blastodermstadium (parthenogenetisch erzeugte Aphiden).

Als fast ausnahmslose Regel kann es bezeichnet werden, daß die Insektensymbionten bereits im Mutterleib in die Eizellen übertreten; den einzigen Fall, in dem erst ein jugendlicher Embryo infiziert wird, konnten wir als hiervon abgeleitet verständlich machen. Die parthenogenetisch sich entwickelnden Aphideneier, um die es sich hierbei handelt, haben im Zusammenhang damit, daß die Em-

bryonen im Mutterleib ernährt werden, auf eine Dotterspeicherung verzichtet und den Beginn ihrer Entwicklung beträchtlich zurückverlegt; der Zeitpunkt der Infektion aber wurde annähernd beibehalten, so daß die Symbionten statt auf ein dotterreiches Ei auf einen Embryo im Blastodermstadium treffen, der interessanterweise in Erinnerung an den ursprünglich in beiden Generationen, jetzt aber nur noch in der überwinternden mitgeführten Ballast das entsprechende Zellmaterial bereitgestellt hat.

Im Gegensatz hierzu hat sich die Übertragungsweise der Anobien völlig selbständig herausgebildet, die bis jetzt die einzigen bekannten Insekten sind, bei denen die Infektion durch den Mund junger Larven geschieht, indem sie die mit Hefezellen behaftete Eischale zu einem guten Teil auffressen. Hand in Hand damit sahen wir bei ihnen Einrichtungen auftreten, die sich ebenfalls sonst bei intrazellularen Symbiosen nirgends finden, jene Schmierdrüsen ähnlich wirkenden Schläuche, die an der Hinterleibsspitze oder unweit davon mündeten und bei der Eiablage einen Teil ihres ausschließlich aus den Symbionten bestehenden Inhaltes auf die Eioberfläche ergossen. Es sei auch in diesem Zusammenhang nochmals daran erinnert, daß wir die Sonderstellung mit dem ungewöhnlichen Sitz der Pilze in echten Mitteldarmzellen zu erklären geneigt sind.

Sonst wird durchweg das Ei vor der Befruchtung, spätestens auf dem Stadium der ersten Reifeteilung, meist aber viel früher, infiziert. Wir können dabei zunächst drei Möglichkeiten unterscheiden. Weitaus am häufigsten kommt es vor, daß zum Übertritt in die Eizellen entweder bereits frei in der Lymphe treibende Pilze, wie die Hefen der Lecaniinen, oder sich zu diesem Zweck aus den Mycetocyten, bzw. Mycetomen lösende Symbionten verwendet werden; nur ein einziges Objekt fand ich, bei dem nicht isolierte Pilze in das Ei gelangen, sondern ganze völlig intakte Mycetocyten, die Aleurodesarten. Die dritte Möglichkeit aber ist nicht minder isoliert und auch nur auf eine an Arten ziemlich arme Gruppe beschränkt: es sind ausschließlich die Pediculiden, bei denen die Pilze des Mycetoms, möglicherweise infolge einer zu weitgehenden Entartung, überhaupt als Infektionsmaterial keine Verwendung finden, sondern hierbei ausschließlich auf die Insassen zweier Filialmycetome zurückgegriffen wird, die zu diesem Zwecke am Anfangsteil eines jeden Oviduktes schon frühzeitig errichtet werden.

Betrachtet man die erste Gruppe von Infektionsweisen genauer, so ergibt sich sofort, daß sie lange nicht den geschlossenen Charakter

der beiden anderen hat, sondern daß sich bei den Blattiden, Ameisen und Hemipteren die Dinge ganz selbständig entwickelt haben. Am ursprünglichsten erscheint die Infektion des Ameiseneies, das schon auf einem außerordentlich frühen Stadium von den Symbionten angegangen wird. Diese durchsetzen hier allseitig den das Ei umhüllenden Follikel und treten von hier alsbald über. Im Eiplasma selbst aber wuchern sie derart ungestüm, daß offenbar das Gleichgewicht der Zelle vorübergehend gestört wird, denn ihr Plasma wird nahezu gänzlich von den Pilzen verdrängt. Erst nach einiger Zeit gewinnt die Eizelle die Oberhand wieder und allmählich werden die Symbionten an dem hinteren Pol zusammengedrängt. Bei den Schaben durchtreten die Bakterien ebenfalls frühzeitig den noch ganz flachen Follikel — sammeln sich hier nicht erst an, wie bei Camponotus —; die Stelle der Passage ist noch in keiner Weise begrenzt. Auch hier folgt dann eine Periode gesteigerter Vermehrung, die die Symbionten aber außerhalb des Eies zwischen diesem und dem Follikel durchmachen, so daß bald seine ganze Oberfläche von einem Bakterienmantel umzogen ist. Schließlich aufgenommen werden diese dann vornehmlich an den beiden Polen des Eies, wo sie ähnlich haubenförmig sich ausbreiten wie bei Camponotus.

In beiden Fällen muß man als primitive Charaktere der Infektion feststellen, daß die Empfänglichkeit des Follikels noch nicht lokalisiert ist, und damit auch die Infektion des Eies selbst nicht örtlich eng umschrieben wird, wenn auch die Schaben hierin einen Fortschritt darstellen, deren bipolare Invasion aber immer noch eine unnötige entwicklungsgeschichtliche Komplikation mit sich bringt, ferner, daß die Vermehrung der Symbionten in oder am Ei eine so heftige ist und daß sich der ganze Vorgang über eine so lange Zeit hinzieht. Wie all diese Faktoren überwunden werden können, zeigen die Hemipteren.

Bei ihnen wird durchweg die Eintrittsstelle der Symbionten eng begrenzt. Weitaus der größte Teil des Follikels und der Eioberfläche bleibt davon völlig unberührt und nie taucht dort auch nur ein einzelnes versprengtes Bakterium oder ein einziger Hefepilz auf. Von Gruppe zu Gruppe sind die Varianten, die dabei noch bestehen, einheitlich und in bezeichnender Weise festgelegt, so daß man an einem Infektionsstadium zumeist schon entscheiden kann, ob das Tier eine Lecaniine, Coccine, Aphide, Cicade usw. ist. Stets sind es die Eipole, die hierzu auserlesen sind, teils wird der vordere, teils der hintere benutzt. Ersteres ist bei den Lecaniinen und Coccinen

der Fall: bei ihnen schlüpfen die Symbionten in und durch jene Follikelzellen, die den Faserstrang umhüllen, der von den Nährzellen in das Ei übertritt und gelangen damit gewissermaßen an eine verwundbare Stelle; interzellular bleiben sie aber, da sie schon sehr früh erscheinen, hier noch lange Zeit liegen, bis sie erst von der alten Eizelle in eine grubenartige Vertiefung aufgenommen und umflossen werden. Die Zahl der hierzu verwendeten Hefezellen ist bei den Lecaniinen eine außerordentlich geringe und schwankt etwa um ein Dutzend herum; bei den Coccinen sind die Einheiten ebenfalls nur sehr wenige, aber die genauere Untersuchung hat ergeben, daß hier durch Gallertausscheidung zusammengehaltene größere taktische Verbände von den Symbionten gebildet werden, die sich im übrigen ganz wie die einzelnen Hefen bei den Lecaniinen verhalten.

Auch bei einer Infektion am entgegengesetzten Pole, die die ungleich häufigere ist, treffen wir auf diese beiden Möglichkeiten. Bei Orthezia konnte ich im vorangehenden schildern, wie aus enormen Bakterienmassen eine große Anzahl Gallertklumpen formiert werden und diese, nachdem sie sich in einem Raum zwischen Follikel und Ei gesammelt haben, in eine Bucht des Eies übertreten. Sonst sind es stets isolierte Pilze, auf die man hier trifft; ihre Zahl aber ist durchweg eine viel beträchtlichere als bei den Lecaniinen. Bei den Blattläusen stellten wir fest, daß sie in kontinuierlichem Zuge durch eine ringförmig begrenzte Region des Follikels in eine entsprechende des Eies übertraten, und dieses bezeichnende langsame Überströmen hat sich hier auch bei der Embryoneninfektion erhalten, sonst stauen sich gerne die Symbionten erst in einem Abschnitt des Follikels, der den hintersten Teil des Eies umfaßt und treten dann ziemlich plötzlich in die dahintergelegene Höhlung über, die dadurch entsteht, daß eine zapfenförmige Verjüngung des Eies zurückweicht (Cicaden). Sind mehr als eine Symbiontenart vorhanden, so treffen beide, wo immer sie auch im Wirte wohnen, hier in den Follikelzellen zusammen und verbleiben eine Weile bunt durcheinandergewürfelt. Alle Hemipteren aber und auch die Pediculiden unterscheiden sich von den Ameisen und Blattiden dadurch, daß die ins Ei gelangte Pilzmasse einen gegen das Wirtsplasma scharf abgesetzten, mit einer Art Dotterhaut umkleideten Körper bilden; auch hierin dürfen wir gegenüber jenen ein Kennzeichen höherer Anpassung sehen, das dazu beiträgt, dem ganzen Vorgang einen abgemessenεren, gewissermaßen reinlicheren Charakter zu geben.

Mit der Schilderung des tatsächlichen Verlaufes der Infektionsmodi sind die Probleme derselben aber keineswegs erschöpft. Es interessiert uns vor allem, etwas tiefer in die Mechanismen einzudringen, die so sorgfältig arbeiten, daß jeweils zu ganz bestimmter Zeit, an ganz bestimmter Stelle eine annähernd festgelegte Menge der oft weit weg wohnenden Organismen aufgenommen wird und daß man niemals auch nur ein einziges Ei gefunden hat, das nicht infiziert worden wäre oder bei dem wenigstens der Vorgang in etwas abweichender Form durchgeführt worden wäre. Hätte man auch keine weiteren Anhaltspunkte, so müßte man schon allein aus diesen Gesetzmäßigkeiten den Schluß ziehen, daß es sich hier um Organismen handelt, auf die das Tier ungewöhnlichen Wert legt. Leider wissen wir wenig Positives und können zumeist hier nur Vermutungen aufstellen. Vor allem wird man sich Rechenschaft zu geben suchen, ob die Symbionten in der Lage sind, aktiv die Infektionsstellen aufzusuchen. Bei der Verschiedenartigkeit derselben dürfen wir nicht erwarten, daß hierauf eine einheitliche Antwort zu geben ist. Bei einer Anzahl Symbionten muß die selbständige Bewegungsfähigkeit ausscheiden; das gilt für alle echten Hefen; auch die Organismen, die in Gallerthüllen stecken, wird man hierher stellen müssen; bei anderen wiederum ist diese sicher oder wenigstens wahrscheinlich. Mercier gibt von seinem Bacillus cuenoti aus Periplaneta mit Bestimmtheit an, daß er sich mit Geißeln vorwärts bewegt und bei einer Reihe weiterer Formen darf man es vermuten. Bei ihnen kann man sich dann vorstellen, daß bestimmte Stellen des Follikels zu bestimmten Zeiten auf sie chemotaktische Reize ausüben und sie so an sich heranlocken. Bei den übrigen aber muß man annehmen, daß die Organismen, vom Strom der Lymphe getrieben, unter anderem an die Infektionspunkte gelangen und hier auf unbekannte Weise festgehalten werden. Ich habe hier und da bei der Untersuchung lebender Ovarien von Lecanien gesehen, wie hier eine Art amöboider Fortsätze von den Follikelzellen ausgestreckt wird, die eine Hefezelle umschließen; wenn ich auch nicht völlig sicher bin, ob hierbei nicht osmotische Störungen oder Druck eine Rolle spielten, so ist dies doch jedenfalls der einzige Weg, sich die Aufnahme unbeweglicher Gebilde vorzustellen. Hätten wir es hier mit einer Art Empfängnishügelbildung zu tun, die ihrerseits wieder nur durch chemische oder mechanische Reizwirkung der anliegenden Pilze ausgelöst werden kann, so ist die anderweitig oft zu beobachtende Bildung von Empfängnisgruben ja auch nur eine Modifikation des

gleichen prinzipiellen Freßaktes der Zelle. Solche Gruben bildet in sehr vielen Fällen die Eizelle selbst und daß sie nicht einfach mechanisch durch die eindrängenden Symbionten entstehen, geht daraus hervor, daß sie zunächst nur ganz mäßig gefüllt zu sein pflegen. Jedenfalls wird man darauf geführt, eine beiderseitige harmonische Anpassung anzunehmen, Reizwirkung des Symbionten auf die tierische Zelle und zweckdienliche Reaktion derselben, ein Anklopfen und ein Öffnen müssen aufeinander folgen, ja mehrmals nacheinander vor sich gehen, denn es sind verschiedene Türen, durch die die infizierenden Organismen treten müssen.

Für gewöhnlich sind es, um bei dem Bilde zu bleiben, für unser Auge unkenntliche Tapetentüren, die sich in nichts von der undurchlässigen Umgebung unterscheiden; in einem Fall aber haben wir geradezu ein großes Portal errichtet gefunden. Ich denke an den Ring mächtig vergrößerter Follikelzellen am viviparen Aphidenembryo, durch den das Plasma der künftigen Symbiontenwohnung nackt an die Oberfläche trat. Hier wird uns morphologisch verdeutlicht, was wir sonst nur erschließen können; denn jenen architektonischen Vorbereitungen entsprechen zweifellos auch physiologische, wenn wir auch nicht entscheiden können, ob nun hierbei nur das embryonale Plasma aktiv ist und die Follikelzellen lediglich die Fassung für dieses darstellen, oder, was mir wahrscheinlicher dünkt, in jenen noch die Kräfte lokalisiert sind, die wir ihnen bei der Infektion der Eier der Herbstgeneration zuschreiben müssen.

Zu diesen Wechselwirkungen gesellt sich dann noch ein weiterer Erscheinungskomplex, den wir im Gegensatz zu dem perzeptorischen als den regulatorischen bezeichnen können. Er äußert sich einmal darin, daß die aufnehmenden Funktionen zeitlich scharf begrenzt sind, womit bereits ein wesentlicher Schritt zur Sicherung des Eies vor einem Zuviel der Gäste getan ist. Immer wieder haben wir ja erlebt, daß, wo auch immer infiziert wurde und ob dies an sehr jungen oder älteren oder ganz alten Eiern geschah, stets die Zeit der Aufnahme eine beschränkte war; diese Einrichtung allein aber würde natürlich nicht genügen, um eine bestimmte Symbiontenmenge zu garantieren; es muß noch hinzukommen, daß auch die Vermehrungsrate derselben in den Follikelzellen und vor allem im Eiplasma geregelt, d. h. auf ein Minimum herabgesetzt wird. Tatsächlich ist dies ja auch überall der Fall; welchen Gefahren damit die Eizelle entgeht, lehrt uns das Camponotus-Ei, bei dem diese Seite der Wechselbeziehungen anfangs offenbar noch nicht in Kraft tritt.

Nehmen wir noch hinzu, daß dort, wo zwei Symbionten völlig heterogener Art in einem Tier leben, die perzeptorischen Wechselwirkungen sich ihnen gegenüber in völlig gleicher Weise entwickelt haben, und daß sich eine Anzahl Symbionten insofern noch besonders angepaßt haben, als sie zur rechten Zeit spezifische Infektionszustände entwickeln, auf die wir weiter unten noch zu sprechen kommen, so wird man zugeben müssen, daß hier bei näherem Zusehen ein überraschend kompliziertes Gebiet vorliegt, das sich uns zunächst nur erschließt, wenn wir bei zahlreichen verschiedenen Typen die Dinge bis in die letzte Einzelheit vergleichend erforschen. Denn bis wir darangehen können, etwa von Reinkulturen ausgehend, auf experimentellem Wege Licht in diese Vorgänge zu tragen, wird wohl noch eine Weile vergehen.

c) Die Symbionten während der Entwicklung des Wirtes

Das Verhalten der Symbionten während der Entwicklung des Wirtes läßt ebenso wie schon die Infektionsweisen und die Abschätzung ihrer topographischen Tendenzen erkennen, daß sich in den einzelnen Insektengruppen die Dinge ganz selbständig entfaltet haben. Wir wollen hier nicht noch einmal eingehender auf die Embryonalentwicklung der Ameisen, Blattiden und Hemipteren zu sprechen kommen. Charakteristisch für Camponotus war das Verlagern der Mycetocyten auf die Dorsalseite des Mitteldarmes und das von hier einsetzende Umwachsen desselben, für die Blattiden, daß die Bakterien zuerst in das Lumen des Mitteldarmes, bzw. die dieses füllende Dottermasse gerieten und dann erst durch die Epithelzellen hindurchtretend in das Fettgewebe gelangten, für die Hemipteren und Pedikuliden, daß die Pilzmasse am Ende der Keimstreifbildung an dessen Schwanzende zu liegen kommt und während der Umrollung des Embryos in die Bauchregion des Abdomens verlagert wird.

Allen Insekten aber sind doch — von den Anobien müssen wir natürlich absehen — gewisse Erscheinungen hierbei gemeinsam. Die Zellen, die zum mindesten zunächst die Symbionten aufnehmen, beziehungsweise in deren Ansammlung eindringen, sind stets Elemente des Blastoderms oder wenigstens Dotterzellen, die die Potenz Blastodermzellen zu werden, gehabt hätten. Durch die oft so stattliche Pilzmasse am hinteren Pol kann die Bildung des Blastoderms an dieser Stelle verzögert werden, fast stets aber ist dieselbe gegen Ende der Furchung von Wirtszellen durchsetzt oder umhüllt. Die Aleurodiden, die zu der Zeit noch mütterliche Mycetome führen,

machen eine Ausnahme und bei den Schildläusen kommt es nach den Untersuchungen von Breest an Aspidiotus unter Umständen vor, daß die Pilze wesentlich später erst aufgenommen werden. Ob sich die embryonalen Mycetocyten zunächst noch an der Bildung des Blastoderms beteiligen, wie etwa in weitem Umfang bei Camponotus, oder von vornherein hinter demselben liegen, wie etwa bei Cicaden, oder endlich als Pfropf anfangs eine Unterbrechung des Blastoderms verursachen (Aphiden), das hängt natürlich ganz von der Lage der Pilze zur Oberfläche ab und in dieser Hinsicht existieren alle möglichen Varianten.

Allemal aber besteht das Bestreben, diese Zellen aus dem Blastoderm herauszuziehen und in den Dotter zurückzuverlagern, wo sie die organbildenden Prozesse nicht hindern. Diese Lösung von der Oberfläche kann auf verschiedene Weise erreicht werden. Bei Camponotus wurden die embryonalen Mycetocyten von der Ventralseite her nach oben und vorne abgeschoben, bei Formica fusca wird eine Falte abgeschnürt, bei anderen Formica-Arten einfach die verpilzte Zellgruppe nach innen abgedrängt. Eigentümlich verlief der Prozeß bei Periplaneta, wo — auch ein Kennzeichen der relativ primitiven Anpassung — es dabei oft vorkam, daß die Bakterien mit den begleitenden Kernen vorübergehend in das Lumen zwischen Amnion und Keimstreif gelangten. Bei den Aphiden wird auch im Laufe der Wintereientwicklung die „Pseudovitelluskugel“, nachdem eine Anzahl Kerne vom Blastoderm aus in sie eingewandert sind, von dem sich immer mehr verengenden anschließenden Blastodermring in den Dotter abgedrängt. Ganz ähnlich verhalten sich auch die Schildläuse (Icerya).

Liegen die Mycetocyten im Dotter, so werden sie, je nachdem ob sie der Invagination des Keimstreifs, die ja nun einsetzt, im Wege stehen oder nicht, noch weiter verlagert oder kommen für längere Zeit zur Ruhe. Ersteres ist natürlich der Fall, wenn die Symbionten am hinteren Pole eindrangen; dann gilt ganz allgemein bei Hemipteren und Pediculiden die Regel, daß sie von seiner Spitze nach dem entgegengesetzten Ende getragen werden, wo er sie dann meist liegen läßt und sich S-förmig krümmend nach der Seite ausbiegt. Es kann kein Zweifel sein, daß dies eine tatsächliche passive Verlagerung durch die immer mehr sich steigernde Einstülpung ist. Ging die Infektion am oberen Eipol vor sich, dann stören die Mycetocyten nicht und sie können ruhig hier liegen bleiben. Der Endzustand aber ist in beiden Fällen der gleiche. Bei

den Blattiden besteht dieser Zusammenhang zwischen dem Keimstreif und der Verlagerung der Symbionten in die Mitte des Dotters, wo sich bei diesen Tieren die vorher an beiden Polen getrenntliegenden Haufen vereinen, nicht.

Bewegung kommt in das jugendliche Mycetom dann erst wieder, wenn der Embryo sich zur Umrollung anschickt. Dann gleitet dieses, seine relative Lage zum Abdomen beibehaltend — nur bei Aleurodes verhielt sich dies etwas anders — mit und gelangt so an seinen definitiven Platz. Über die Entwicklung der Mycetome sind wir besser orientiert als hinsichtlich des Verhaltens zerstreuter Mycetocyten oder freier Hefen. Wie aus dem Geschilderten hervorgeht, stellt, entwicklungsgeschichtlich betrachtet, das Mycetom sogar etwas recht Ursprüngliches vor. Die Mycetocyten brauchen ja nur beisammenzubleiben, ein Teil der Wirtszellen keine Symbionten aufzunehmen, sondern eine Hülle zu bilden, und das unpaare Pilzorgan ist vollendet. Tatsächlich gehen diese auch direkt aus dem Ballen der zur Infektion verwendeten Symbionten hervor; handelt es sich um paarige Organe, so zerschnürt sich das zunächst unpaare, liegen jederseits mehrere, wie bei Schaumcicaden oder echten Cicaden, so wurden diese beiden, oft ziemlich spät, weiter zerteilt.

Auch dort, wo die Pilze schließlich diffus zu finden sind, können die Mycetocyten zunächst lange organartig vereint bleiben; nach Breest und Strindberg ist dies bei Lecanium noch bis zum Ablauf der Umrollung der Fall.

Durch alle Formen der Entwicklung aber zieht sich das eine Grundgesetz, daß das Zellmaterial, das den Symbionten zur Verfügung gestellt wird, sich niemals vom Keimstreifen, also von embryonalem Material herleitet, sondern stets von „extraembryonalem“, d. h. zu den Dotterzellen oder dem Blastoderm zählendem. Deshalb ist es auch a priori unwahrscheinlich, daß die definitiven Mycetocyten bei Camponotus echte entodermale Elemente darstellen. In diesen Zellsorten stehen dem Embryo gewissermaßen Zellreserven zur Verfügung, die er gegebenenfalls verwerten kann, denn normalerweise geht ein großer Teil derselben im Laufe der Entwicklung zugrunde (Dotterzellen, Serosa- und Amnionzellen, die polaren Blastodermzellanhäufungen bei Camponotus usw.), und ich glaube, daß man in der Art, wie sich der aus dem Keimstreif entstehende Embryo gewissermaßen um die Vorgänge an den Pilzen gar nicht kümmert, das Symptom einer erst relativ spät vor sich gegangenen Neuerwerbung sehen darf.

d) Bau und systematische Stellung der Symbionten

Was wir über den Bau und die systematische Stellung der Insektensymbionten mitteilen konnten, war vielfach sehr lückenhaft gewesen. Diesen Teil des Gebiets auszuarbeiten, wird vornehmlich Sache der Botaniker sein, und bevor nicht ein Überblick über die zoologischen Seiten des Gebietes geschaffen wurde, war der Beschäftigung damit der Weg nicht genügend geöffnet. Das dürfte nun der Fall sein und für den, der den vielen hier noch zu lösenden Fragen nähertreten will, wird eine Darlegung dessen, was sich allmählich hier zu klären beginnt, von Wert sein.

Ein Teil der Symbionten stellt jedenfalls echte Saccharomyceten dar. Dieser Ansicht waren bereits Lindner, Sulç und Pierantoni, und meine Studien haben sie nur bestätigen können. Diese leben, soweit ihre Natur über jeden Zweifel erhaben ist, nie in Mycetomen, mit Vorliebe frei in der Lymphe oder in Fettzellen (Lecaniinen, Cicada), selten in Mitteldarmzellen (Anobium). Ob die in obligatorischen Mycetocyten sitzenden Symbionten der Aspidioti und die in Mycetomen geborgenen der Aleurodes-Arten auch noch sichere Saccharomyceten sind, wie es Sulç will und wie ich es auch früher annahm (1912), lasse ich dahingestellt.

Ein anderer Teil gehört ebenso sicher zu den Bakterien, obenan die Blattidensymbionten, deren Natur von niemand in Zweifel gezogen wird. Das gleiche muß von den in diesem Buche zum ersten Male beschriebenen Symbionten von Orthezia, Pseudococcus adonidum und Tettigonia gelten, schlanken, durch Querteilung sich fortpflanzenden Stäbchen. Die beiden ersteren haben gemeinsam, daß sie um sich eine gallertige Masse ausscheiden, die sie in größeren Verbänden zusammenhält; die in Orthezia sind insbesondere noch dadurch ausgezeichnet, daß sie bei der lebhaften Vermehrung äußerst regelmäßige Bänder von gleichlangen, nebeneinander liegenden Stäbchen bilden. Ferner werden die Symbionten der Aphiden, jene kleinen, kugelrunden Organismen, von Peklo mit Entschiedenheit in die Gattung Azotobacter eingereiht, was dann zum Gefolge haben muß, daß auch der von Sulç in Aphalara calthae gefundene, ganz ähnlich gestaltete Symbiont hinzuzurechnen ist. Sulç selbst sieht in ihm einen Schizosaccharomyces, wie er überhaupt dazu neigt, alle möglichen nicht durch Knospung, sondern Querteilung sich fortpflanzenden Symbionten unter diesem Namen zu vereinen. Ich vermute, daß zum mindesten der größte Teil tatsächlich anderweitig unterzubringen ist. Die Chermes-Bewohner können z. B. sehr wohl auch Bakterien

sein. Dobell bemerkt im Hinblick auf sie, daß sie große Ähnlichkeit mit fusiformen Bakterien hätten. Ferner komme ich im Vorangehenden zu dem Schluß, daß die Symbionten von Pseudococcus citri, die sich auf den ersten Blick völlig von denen in Ps. adonidum unterscheiden, ebenfalls Bakterien seien, die in die Nähe des formenreichen Azotobacter zu stellen sind, allerdings durch das intrazellulare Leben weitgehend entartet; und das würde wohl nach sich ziehen, daß die übrigen ähnlichen Coccidensymbionten auch hierher gehören. Ähnliche Schlüsse könnte man aus dem Auftreten von Stäbchen in Tettigonia für die Cicadariensymbionten ziehen, die, stets Mycetome bewohnend, für gewöhnlich mehr oder weniger lange Schläuche bilden. Sulc hatte sie als Cicadomyces bezeichnet und bis man Näheres über sie weiß, mag man sie so nennen.[1] Charakteristisch war für sie und die nahestehenden Psyllidenbewohner vor allem auch die Art, wie sie spezifische Infektionsstadien herausbilden.

Die Symbionten der Lepidopteren, die Portier beschrieben, stellt er zu den Isarien, die der Culiciden Schaudinn in die Nähe der Entomophtoraceen. Ganz unsicher bleibt es, wo wir die zarten Fäden der Ameisen und die kürzeren und dickeren der Pediculiden unterbringen sollen.

Hier können natürlich überall nur Kulturen außerhalb des Wirtes sicheren Aufschluß geben, wie solche bisher bei Saccharomyceten, bei den Bakterien der Blattiden, bei Azotobacter und und den Icerya-Symbionten gemacht wurden, denn hierin darf man erst hoffen auf Sporenbildung zu stoßen und annehmen, daß eventuelle Zwangsformen, die das symbiontische Leben mit sich brachte, aufgegeben werden. Tatsächlich zeigte sich auch schon an den diesbezüglichen Versuchen mit Hefen, daß sie eine andere Wuchsform annahmen und alsbald in Mycelbildung übergingen, die vorher nicht auftrat (bei den Symbionten der Anobien und der Schildläuse).

Als eine Erscheinung, die auf Kosten der spezifischen Bedingungen im tierischen Organismus gesetzt werden darf, muß man es ansehen, daß offenbar ganz allgemein in diesem geschlechtliche Vorgänge sich an den Symbionten nie abspielen. Nie konnte ich

---

1) Ich bin 1912 der Namengebung von Sulç gefolgt und habe die Zahl der von ihm aufgestellten Bezeichnungen noch um so manche vermehrt. Natürlich kann es sich, solange dem nicht Kulturen zugrunde liegen, nur um ganz provisorische Namen handeln und ich habe seitdem auch davon Abstand genommen, mit solchen im Grunde unnützen Benennungen fortzufahren.

oder einer der anderen Autoren eine zweifellose Sporenbildung feststellen, von den Angaben Merciers für den Bacillus cuenoti abgesehen; bei den Hefen insbesondere ist es ganz ausgeschlossen, daß eine solche vorkommt. Weiterhin gehören hierher die Beobachtungen, die sich auf Zustände der Entartung der Symbionten beziehen. Seit langem ist bekannt, daß die Leguminosenbakterien in der Wirtszelle einer solchen unterliegen und in das Stadium der „Bakteríoiden", d. h. vor allem beträchtlich aufgequollener, wurstförmiger Gebilde übergehen. Ähnliches scheint mir auch an den Symbionten in Tieren vorzukommen. Wir haben z. B. gefunden, daß in den Blattläusen die einzelnen Azotobacter regionär zu großen, flüssigkeitsreichen Kugeln aufquellen können und haben, wie eben schon erwähnt, aus dem Vergleich der Inwohner der Mycetome von Pseudococcus adonidum und citri erschlossen, daß die letzteren sich ebenfalls in einem „Bakterioidenzustand" befinden. Hinsichtlich des großen Formenreichtums, der im Zusammenhang damit auftrat, sei auf jenes Kapitel verwiesen. Endlich besteht die Möglichkeit, daß das Mycetom der Läuse degenerierte, zur Infektion nicht mehr tüchtige Pilze enthält.

Daß wir unter Umständen zwei morphologisch verschiedene Phasen auseinander halten müssen, von denen die eine als Mycetomform, die andere als die Infektionsform zu bezeichnen ist, haben wir bei Psylliden, Cicadarien und Icerya gefunden und genauer geschildert, wie die erstere vor allem durch die größere Neigung zu wucherndem, fadenförmigem Wuchs, wie er im Mycetom erlaubt ist, gekennzeichnet ist, die letztere durch gedrungene, runde oder ovale Gestalt, wie sie von einem wandernden und infizierenden Organismus gefordert werden muß. Auch hierin haben wir eine der zahlreichen Anpassungen der Symbionten an das Tier zu sehen, zu denen ferner die interessanten Verhältnisse gehören, die ich bei den Cicadomyces-Arten als eine spontane Spaltung in eine selbständige α- und β-Rasse erklärte und durch die offenbar neue, an die letztere gebundene, wertvolle Möglichkeiten in den Stoffwechsel der Tiere eingeführt wurden.

Leider wissen wir nur recht wenig über das Verhalten der Symbionten beim Tode des Wirtes; in der Literatur liegt allein eine Angabe vor, daß sich in toten Schildläusen Involutionsformen fänden, die solchen in alten Kulturen auftretenden gleichen. Ich selbst habe mich an toten Schild- und Blattläusen, die ein halbes Jahr in feuchter Luft gelegen waren, überzeugt, daß die Symbionten

noch in einem Zustand vorhanden waren, der dem lebenden recht ähnlich war. Nur Kulturversuche können natürlich entscheiden, ob sie wirklich noch lebten. An sich ist es ja wahrscheinlich, daß, wie wir schon einmal betonten, in vielen Fällen ein saprophytisches Weiterleben der Symbionten möglich ist, die so dahin zurückkehren, woher ihre Vorfahren vor Tausenden von Jahren gekommen waren.

Den Beeinflussungen der Pflanze durch das Tier stehen andererseits solche der tierischen Zelle durch die Gäste gegenüber. Hier ist zunächst die Neigung infizierter Zellen zur Riesenzellbildung zu nennen, die eine offenbare Reaktion auf die zahlreichen Einschlüsse ist. Man denke an Mycetocyten, wie die der Aphiden, der Schaumcicaden, der Anobien und ähnliche. Wie ein sofortiges Wachstum der Kerne durch die Symbionten ausgelöst werden kann, ist z. B. schön den Kernen zu entnehmen, die anfangs die Bakterien der Periplaneta während der Embryonalentwicklung begleiten. Eine häufige Erscheinung stellen auch die rundum eingebuchteten, ja zuweilen tief gelappten Kerne dar, deren Nischenbildung vor allem mit den sich drängenden Pilzen im Zusammenhang steht. Auch Kernfragmentation kann im Gefolge auftreten, wie bei den embryonalen Bakteriocyten der Periplaneta; bei der Bildung akzessorischer Kerne in den Mycetocyten des Camponotusembryos allerdings konnten wir höchstens eine Steigerung des Prozesses durch die Pilze vermuten. Endlich muß an die Neigung, beim Aufbau der Mycetome Syncytien zu bilden, erinnert werden, die bei Psylliden und Cicadarien immer wiederkehrt und als deren Ursache man ebenfalls von den Insassen ausgehende Hemmungserscheinungen annehmen darf.

Damit kommen wir auch auf die Frage, inwieweit sich der fremde Ballast bei den Teilungsprozessen der Mycetocyten bemerkbar macht. Wir dürften genauer darüber unterrichtet sein. Zunächst ist festzustellen, daß in einer ganzen Reihe von Fällen sich völlig normale Mitosen finden ließen, obwohl das Plasma unter Umständen so vollgepfropft von den Symbionten war, daß kaum Platz für den achromatischen Apparat blieb. Andererseits konnte ich bei Pseudococcus seltsame Störungen nachweisen, die zu hyperchromatischen Kernen führen und Hand in Hand damit zur Riesenzellbildung. Die Mitosen solcher Zellen werden multipolar, die Chromosomen wohl getrennt, aber die Tochterkerne fließen ohne Plasmateilung wieder zusammen und verdoppeln die Chromosomenzahl; unterbleibt das letztere, so kommen wir zur Syncytienbildung, die aber leider noch von keiner Form cytologisch verfolgt wurde. Einen über die

Normalzahl weit hinausgehenden Chromosomenbestand hat auch Schrader bei Aleurodes gefunden. Angesichts solcher Störungen und des Umstandes, daß man bei manchen Objekten Mitosen auch bei sorgfältiger Durchsicht nicht findet, darf man vermuten, daß auch die Amitose bei den Mycetocyten nicht selten vorkommt.

e) Die Bedeutung der Symbiose

Unsere bisherige Kenntnis der Insektensymbiose ist eine fast ausschließlich morphologisch-entwicklungsgeschichtliche. Die physiologische Seite liegt nicht minder brach wie die botanische. Das rührt natürlich hier nicht nur daher, daß es bis heute fast nur Zoologen waren, die sich damit beschäftigten, sondern auch von den ungleich größeren Schwierigkeiten, die hier der Erforschung noch gegenüberstehen. Wir können überall nur Vermutungen aufstellen, methodisch angestellte Stoffwechseluntersuchungen an den Wirtstieren, verglichen mit den Fähigkeiten der Symbionten, wie sie sich in Reinkulturen auf den verschiedenen Nährböden ergeben, stehen noch vollkommen aus; Peklos Arbeiten stellen einen ersten erfreulichen Ansatz dazu dar.

Trotzdem kann an der Tatsache einer wirklichen Symbiose von jemand, der die Fülle von bis in das Feinste gehenden Anpassungen kennengelernt hat, nicht gezweifelt werden. Aus der Fürsorge, die der tierische Organismus für die pflanzlichen Gäste auf Schritt und Tritt bekundet, müssen wir auf eine Bedeutung für ihn schließen, es sei denn, wir zögen es vor, an eine „fremddienliche Zweckmäßigkeit" zu denken, wie sie die gallenerzeugenden Insekten den Pflanzen in so seltsamer Weise aufgezwungen haben. Aber dazu liegt hier kein Grund vor. Wir haben Anhaltspunkte genug, um in der Symbiose eine dem Tiere nützende Einrichtung zu sehen. Der Vorteil, den sie bieten, kann ein biologischer und ein physiologischer sein. Hatten wir schon bei der Algensymbiose niederer Tiere diesen Unterschied machen können und in die erste Rubrik Fälle verweisen können, in denen durch die fremde Farbe eine Farbanpassung des Wirtes ermöglicht wird, so ist er auch hier vorhanden. Biologischen Vorteil im engeren Sinn haben sehr wahrscheinlich die Blutsauger von ihren Insassen, ich erinnere an die Auffassung, die Schaudinn sich bei den Culiciden gebildet hat, wo die Symbionten Blutzufuhr nach der Einstichstelle und Quaddelbildung veranlassen und vielleicht auch durch von ihnen verursachte Kohlensäureblasen die Blutgerinnung hintanhalten.

Es ist Sache der nächsten Zukunft, diesen Fragen nicht nur an Schaudinns Objekten weiter nachzugehen, sondern auch auf die übrigen Blutsauger auszudehnen, von denen ja die Läuse und die Wanzen ebenfalls Symbiontenträger sind. Jedenfalls konnten wir aus dem topographischen Verhalten der Symbionten bei den Pediculiden den Schluß ziehen, daß dem Wirt an einer Beeinflussung des Darminhaltes durch die Pilze gelegen ist.

Ein besonders schönes Beispiel einer Symbiose von biologischer Bedeutung werden wir ferner im nächsten Kapitel noch kennen lernen, wenn wir hören, daß auch die Leuchtorgane der Käfer nichts anderes wie Mycetome darstellen, in denen leuchtende Bakterien ihre ständige Wohnung aufgeschlagen haben.

Im allgemeinen aber dürften die Symbionten, die die ernährungsphysiologischen Möglichkeiten des Wirtes erweitern, die bei weitem häufigsten sein. Dabei sind vier Prinzipien auseinanderzuhalten, die allerdings wahrscheinlich zum Teil nebeneinander verwirklicht sein können. Entweder wird eine direkte Beeinflussung der von dem Insekt aufgenommenen Nahrung bewirkt, die dem Wirtstier selbst nicht möglich ist, weil ihm die hierzu nötigen Fermente fehlen. Dann kann im ursprünglichsten Falle die Nahrung erst auf dem Umwege durch die auf Kosten derselben gediehenen Symbionten verwertet werden, indem ein Überschuß derselben vom Tiere verdaut wird. Hier handelt es sich dann im Grunde noch um das Prinzip der Pilzgärten, nur daß diese in den tierischen Organismus hineinverlegt werden. Offenbar ist dies aber nur selten verwirklicht; die Angaben Portiers über die Symbiose holzfressender Schmetterlingsraupen lauten dahin und angesichts des Umstandes, daß ja auch die Pilzgärten der Termiten und Borkenkäfer auf Holz gedeihen, liegt es nahe, vor allem bei Tieren mit ähnlicher Lebensweise nach solchen Symbiosen zu fahnden.

Im allgemeinen geht die Innigkeit der Beziehungen aber wohl einen Schritt weiter; der tierische Körper bedient sich lediglich der Fermente des Symbionten, um sich eine ihm unzugängliche Nahrung aufschließen zu lassen und verwertet selbst die dabei entstehenden Spaltprodukte. Die Symbionten aber läßt er sich vom Überschuß der Nahrung ungestört ernähren und sorgt sogar in mannigfacher Weise für ihr Wohlergehen, insbesondere durch Bereitstellung geeignet gelegener Wohnstätten. Wie leicht eine Vereinigung der Insekten mit solchen pflanzlichen Spezialisten vor sich gehen kann, darauf haben wir schon aufmerksam gemacht. Tatsächlich handelt

es sich ja allemal nur darum, einen speziellen kleinen Ausschnitt aus der gewaltigen, die ganze Natur umspannenden Stoffwechselsymbiose zwischen dem Tier- und Pflanzenreich in das Innere eines Tieres hineinzuverlegen und besonders zu verdeutlichen. Es kann kein Zufall sein, daß sich gerade bei den Insekten die intrazellulare Symbiose einerseits und die einseitige Anpassung an alle möglichen extremen Ernährungsweisen andererseits in so ungewöhnlicher Weise entwickelt hat, wie in keiner anderen Tiergruppe. Man vergleiche nur zum Beispiel die offenbar ganz symbiontenfreien Crustaceen mit ihrer eintönigen Ernährungsweise und die Insekten!

In erster Linie ist es wahrscheinlich das Problem der Cellulose- und Holzverdauung, welches bei den Insekten ja eine bedeutende Rolle spielt, das auf solchem Wege gelöst wird. Wir erinnern an die Symbiose der Anobien mit Hefen, bei denen eigentlich alles dafür spricht, daß es dem Organismus auf eine chemische Beeinflussung des Holzbreies ankommt; leider sind die Fähigkeiten dieser Hefe bis jetzt nicht untersucht worden. Man darf vermuten, daß sich im Laufe der nächsten Zeit noch mehr Holzfresser als in Symbiose lebend herausstellen, ohne daß sie ihre Symbionten selbst verdauen.

Weiterhin müssen wir daran denken, daß Formen, die sich von im allgemeinen für den tierischen Organismus unverdaulichen Stoffen nähren, wie es Wachs, Horn (Haare, Federn), Chitin usw. darstellen, dies mit Hilfe fremder Encymträger, die sie ja bei der Aufnahme solcher Substanzen, ohne zu wollen, in ihren Darmkanal befördern, fertigbringen. Portier hat bereits die Mitteilung gemacht, daß Wachsmotten und Kleidermotten von Symbionten überschwemmt sind.

In welcher Richtung der Nutzen der Ameisensymbionten zu suchen ist, können wir augenblicklich nicht einmal mutmaßen, dürfen aber annehmen, daß er in die gleiche Kategorie gehört; erkannten wir ja beim Vergleich der einzelnen Fälle, daß offenbar auch hier ein Bestreben des Wirtes vorliegt, die Pilze in die Nähe des Darmlumens zu befördern. Denn bei den beiden noch übrigbleibenden Verwertungsprinzipien ist eine solche Tendenz nicht zu beobachten.

Wir müssen auch mit der Möglichkeit rechnen, daß erst an im Laufe des Stoffwechsels sich im Körper anhäufenden Produkten die Tätigkeit der Symbionten einsetzt, insbesondere daß damit der Wirt in die Lage kommt, Endprodukte in irgendeiner Weise noch zu verwerten, wie dies bei der Schnecke Cyclostoma wahrscheinlich der Fall ist und wie Ähnliches vielleicht von den Blattidenbakterien vermutet werden darf.

Schließlich bleibt noch eine vierte Kategorie von Fällen übrig, solchen, in denen es dem Tiere gelungen ist, Organismen in sich aufzunehmen, die befähigt sind, elementaren Stickstoff zu assimilieren. Es wird durch die Untersuchungen Peklos, der zu dem Schlusse kommt, daß die Aphiden- und Phylloxerasymbionten zu Azotobacter gehören, und meine Beobachtungen an Coccinensymbionten, die mir, soweit mir hierin ein Urteil zusteht, in die gleiche Richtung zu deuten scheinen, wahrscheinlich, daß ein Teil der mannigfachen Hemipteren-Symbiosen sich so erklärt.[1] Die Erscheinungen sind hier so verschiedenartige, die Symbionten selbst stellen bald Bakterien, bald Hefen, bald unbekannte Pilze dar, so daß es von vornherein unmöglich erscheint, eine einheitliche Antwort auf die Frage nach ihrer Bedeutung zu suchen. Sulc hat seinerzeit an einen weiteren Abbau der Urate gedacht und im Zusammenhang damit an das Fehlen der Malpighischen Gefäße bei den Aphiden und an ihre starke Verkrümmung bei den Schildläusen erinnert. Dem kann man aber gegenüberhalten, daß die Cicaden, Aleurodiden u. a. sehr wohl entwickelte Nieren besitzen. Auch die Möglichkeit einer baktericiden Wirkung zieht er heran, da man die Erfahrung gemacht habe, daß unter Umständen, bei Colpitis und Cervicitis, durch Hefeanwendung eine starke Abnahme der Virulenz der Bakterien und ihr rascher Tod zu beobachten ist. Wir erinnern uns dabei an die Vermutungen, die Petri hinsichtlich der Rolle der Olivenfliegensymbionten äußert. Pierantoni ging von der Einheitlichkeit der Nahrungsquelle aus und sprach sich dafür aus, daß die Symbionten hier Enzyme besitzen, die den aufgenommenen Zucker zerlegen. Die entstehenden Gase würden hierbei durch die Tracheen abgeleitet. Wir sind aber nicht in der Lage, irgendwelche Wahrscheinlichkeitsgründe oder

1) Peklos neuere Untersuchungen (1916) treten mit Entschiedenheit für die Fähigkeit der Aphidensymbionten, Luftstickstoff zu assimilieren, ein. Seine darauf bezüglichen Versuche befinden sich aber auch erst in den Anfangsstadien. Er fand, daß die Insassen der Mycetocyten von Schizoneura auf stickstoffarmen Nährböden zwar langsam wachsen, aber doch gediehen. In Beijerincks Nährlösung mit Zusatz von etwas Glykogen wurde ein sehr schönes Wachstum beobachtet, wenn sie mit einem Stäbchenbakterium infiziert wurde, das aus Phylloxera und Schizoneura isoliert wurde und das mit Radiobacter verwandt zu sein scheint. Noch schöneres Wachstum wurde erzielt, wenn zu einer solchen Kultur noch die Symbionten aus den Mycetocyten gegeben wurden. Die ganze Nährflüssigkeit verwandelte sich dann nach einiger Zeit in einen zähen Schleim, dessen Oberfläche mit einer starken Haut bedeckt war, und das Bild erinnerte stark an eine Mischkultur von Radiobacter und Azotobacter.

gar Beweise dafür zu geben. Dagegen könnte man anführen, daß es sich hierbei um Fähigkeiten handelt, die in anderen Insektengruppen ohne Zuzug von Symbionten verwirklicht sind. Ferner scheint mir ein Gegenargument zu sein, daß, wie wir schon auseinandersetzten, von einem Willen zur Darmoberfläche bei den Hemipterensymbionten in keiner Weise gesprochen werden kann, sondern die z. T. im Fett stark abgesonderten Mycetome eher den Eindruck recht unabhängiger Laboratorien machen. Auch die auffallend reiche Tracheenversorgung vieler solcher Organe würde eine befriedigende Erklärung finden, wenn wir in den Mycetomen tatsächlich Stickstoffwerke sehen dürften. Aber auch wenn sich Peklos Annahmen bestätigen, geben uns die Hemipterensymbiosen noch manche Rätsel auf, denn angesichts der erwähnten Mannigfaltigkeit der Symbionten müssen wir, wie gesagt, mit den verschiedensten Aufgaben derselben rechnen.

Auch durch die Fähigkeit einer Luftstickstoffassimilation, die mit dem aufgenommenen Futter in keiner direkten Beziehung steht, würden die betreffenden Wirte in die Lage gesetzt, sich neue Nahrungsquellen zu erschließen, denn sie kommen damit ja in die Lage, bei sehr stickstoffarmer Kost zu gedeihen. Über den Eiweißgehalt der Nahrung der Phytophthiren und Cicadarien sind wir leider nicht genauer unterrichtet. Wir wissen nur durch die Untersuchungen von Büsgen, daß die Blattläuse ihre Stichkanäle mit Vorliebe nach den Siebröhren hintreiben; das Protoplasma der angebohrten Zellen lassen sie hierbei unberührt. Einen ganz hervorragenden Bestandteil stellt jedenfalls der Rohrzucker dar, dessen Mengenverhältnis in den bei den Blattläusen noch sehr zuckerreichen Exkrementen, dem „Honigtau", sich sehr zugunsten des Invertzuckers verringert. Außerdem erscheinen in diesen bemerkenswerte Mengen von Dextrin, die in der Pflanze fehlen. Der Eiweißgehalt tritt demgegenüber tatsächlich stark zurück. Auch Peklo erinnert (1916) daran, daß die Blattläuse im Hochsommer an ausgewachsenen Blättern saugen, in denen sie kaum viel Eiweiß gewinnen können, und daß die Blutlaus auf krebsartigen Rindenschwellungen der Obstbäume saugt, die arm an Eiweißstoffen und reich an Kohlehydraten und Glykosiden sein dürften.

Armut der Nahrung an Eiweißkörpern kann aus solchen Überlegungen heraus geradezu zum Wegweiser auf der Suche nach neuen Symbiosen werden; neben den in Holz minierenden Insekten kommen hier vor allem auch noch die ausgesprochenen Stärkefreunde

in Frage, die Larven der Mehlmotten, die zahlreichen in Getreidekörnern lebenden Käfer usf. Nach den Mitteilungen, die ich Herrn Prof. Peklo danke, fand er in Larven von Eccoptogaster rugulosus, die im Holz der Obstbäume minieren, in Larven des Anobium paniceum und in Imagines des Käfers Sitophilus granarius, beiden aus Weizenkörnern, kokkenartige Organismen, die ganz den azotobacterartigen aus Aphiden glichen. Näheres über die Art der Lokalisation ist mir jedoch nicht bekannt.[1] Was Anobium betrifft, so ist mir bei meiner langjährigen Beschäftigung mit dem Objekt allerdings außer den Hefen im Darmepithel kein weiterer Symbiont begegnet. Immerhin müssen wir natürlich stets mit der Möglichkeit rechnen, daß zwei verschiedene Symbionten in einem Tiere leben, deren Tätigkeiten entweder ganz unabhängig voneinander ablaufen oder in bedeutsamer Korrelation stehen. Auch für Lecanium corni gibt Peklo an, daß neben den Saccharomyceten kokkenförmige Inwohner vorhanden sind. Hier bleibt überall der künftigen Forschung noch viel zu tun übrig, und innerhalb der Insekten mit stickstoffarmer Nahrung wird noch so manche interessante Einrichtung verborgen sein.

Damit nicht genug, dürfen wir auch hoffen, daß noch andere Leistungen der Insekten sich durch die Hilfe von Symbionten erklären lassen werden. Eine davon ist die Farbstoffproduktion; wir haben schon darauf hingewiesen, daß Pierantoni eine solche Vermutung hinsichtlich Coccus cacti geäußert hat und konnten mitteilen, daß Peklo die ersten positiven Beobachtungen in dieser Richtung hinsichtlich des roten Farbstoffes der Blutlaus gemacht hat.

Noch auf eine andere Erscheinung, von der es mir möglich dünkt, daß symbiontische Kräfte dabei eine Rolle spielen, sei aufmerksam gemacht, die seltsame Fähigkeit der Lackproduktion einer Reihe von tropischen Schildläusen. Nach Mahdi Hassan (1919) stellt der Gummi eine Vorstufe bzw. die hauptsächliche Nahrung solcher Lackproduzenten dar. Die Umwandlung des Rindengewebes in Wundgummi geht aber nach Ansicht einer Reihe von Autoren (z. B. Steel) unter Anteilnahme von infektiösen Gummibakterien vor sich. Es wäre demnach zu prüfen, ob Tiere, die Lack ausschwitzen, nicht vielleicht solche Bakterien in ihr Inneres aufgenommen haben und hier mit ihrer Hilfe die Umwandlung des Gummis weiter fortsetzen.

1) Auch für Limothrips denticornis, die in Gerstenscheiden saugt, und für Dasyneura pyri, die sich auf Kosten der Epidermis der Birnblätter ernährt, gibt Peklo Gleiches an.

Hier würde dann eine Symbiose von ausgesprochen biologischer Bedeutung vorliegen, denn die oft enormen Lackmassen stellen ja eine schützende Hülle für die darunterliegenden Tiere dar.

Wenn auch leider noch allzuvieles auf diesem Gebiet der Symbiontenforschung Vermutung bleibt, so wird man doch die Überzeugung gewinnen müssen, daß wir hier noch vor einem weiten Feld der vergleichenden Physiologie der Insekten und der wirbellosen Tiere überhaupt stehen und es ist zu erwarten, daß sich vielfach hochgradig spezialisierte Anpassungen entwickelt haben, über die wir nicht einmal Mutmaßungen aufstellen können. Darauf deutet z. B. die Spaltung der Cicadarien- und Pylliden-Symbionten in zwei Rassen hin und die Erscheinung, daß selbst zwei systematisch weitentfernte Symbionten verträglich in einem Tiere leben. Wie in solchen Fällen die Rollen verteilt sind und inwieweit vielleicht die Anwesenheit des einen Symbionten nötig ist, um den anderen seine wertvollen Fähigkeiten entfalten zu lassen, auch hierin möchten wir von der zukünftigen Forschung Aufschluß erhalten.

Die gebräuchliche Definition der Symbiose verlangt, daß beide Partner von dem Zusammenleben Nutzen haben. Daß dies auch hier für die pflanzlichen Beteiligten der Fall ist, liegt auf der Hand. Sie bekommen ihre Nahrung von den Wirten geliefert, genießen Schutz gegen Austrocknen und andere Fährnisse und befinden sich offenkundig in günstigen Bedingungen. Wenn auch ihre Vermehrungsrate von dem Hausherrn sichtlich in gewissen Grenzen gehalten wird, so kommt es doch nie dazu, daß etwa ein Teil von ihnen vom Tiere resorbiert wird[1], wie das bei den Bakterien in Cyclostoma oder bei vielen Algensymbionten geschah.

f) Historische Betrachtungsweise der Symbiose

Ganz von selbst haben sich wiederholt historische Gesichtspunkte in unseren Betrachtungen eingestellt, wenn wir z. B. die Frage diskutierten, auf welchem Wege die Insekten ihre Symbionten erhalten haben mögen, oder Reihen verschieden weitgehender Anpassungen zusammenstellten, um aus ihnen die Richtung zu entnehmen, in der das vom Organismus angestrebte Ziel liegt, die Inwohner nahestehender Wirte hinsichtlich ihrer größeren oder geringeren Ähnlichkeit verglichen, oder dadurch Licht in die merkwürdigen Vorgänge bringen konnten, die die Infektion der Sommergenerationen der Blattläuse boten.

1) Die Objekte Portiers, die sich ja auch sonst in vielen Punkten nicht in die höheren Symbiosen der übrigen Insekten einfügen, würden hierin eine Ausnahme machen.

Hier sei vor allem noch einiges über das fragliche Alter der Einrichtungen gesagt, auf den ersten Blick vielleicht ein Problem, das sich unserer Beurteilung entzieht, tatsächlich aber der Erforschung sehr wohl zugänglich. Natürlich ist dabei „Alter“ der Symbiose nur zu verstehen als gemessen an der phylogenetischen Entfaltung der mit Symbionten behafteten Tiergruppen. Wenn wir uns an dieser Stelle auch nur auf die Insekten beschränken, so zeigt sich doch schon hier als Ergebnis unserer ganzen Auseinandersetzung, daß bereits in dieser Gruppe die Symbiose polyphyletisch entstanden ist. Wir vermögen verschiedene Formen des Vorkommens zu unterscheiden. Zustände, wie beispielsweise bei den Protozoen oder Cölenteraten und Würmern, ja der ganzen Algensymbiose, wo selbst innerhalb einer Gattung ein Teil der Arten zu den Symbiose treibenden gehört, ein anderer nicht, fehlen bei den Insekten offenbar ganz. Dagegen begegnet uns ein insulares Auftreten der Erscheinung innerhalb einer größeren Ordnung sehr wohl. Ich erinnere an die Familie der Anobiinen unter den Käfern, die Gattung Camponotus und Formica unter den Ameisen. Zumeist aber handelt es sich um durchgreifende Charakteristika großer Abteilungen, alle Blattiden, alle Pediculiden, alle Cicadarien und Phytophthiren leben in Symbiose.

Kann man daraus nun schließen, daß diese hier im Gegensatz zu der der Camponotus-Arten wesentlich älter ist, daß mit anderen Worten diese absolute Verbreitung bis in die letzte Spezies auf allen Erdteilen, an der kein Zweifel ist, dadurch sich sehr einfach erklärt, daß artenarme Urformen bereits infiziert waren und so sich die Symbiose parallel der systematischen Entwicklung mit entfaltet hat? Bei den Blattiden wäre angesichts der großen Geschlossenheit der Einrichtungen etwas Derartiges denkbar, bei den Hemipteren aber ist es ausgeschlossen, denn bei genauerem Zusehen ergibt sich ja sofort, daß auch hier wieder ganz heterogene Einrichtungen vereinigt sind und die verschiedensten Organismen in den mannigfachen Organen leben. Steigen wir zu immer engeren systematischen Einheiten hinab und fragen wir, ob vielleicht die Stammformen der Schildläuse, der Blattläuse, der Psylliden usw. jeweils charakteristische Erwerbungen gemacht und weitergegeben haben, so kann dies zum Teil möglich sein, zum Teil ist es abermals auszuschließen; die Zustände, die wir bei den Schildläusen gelegentlich einer genaueren Analyse gefunden haben, wiederholen im kleinen, was die Hemipterenfamilien im großen zeigten. Wir können bestimmt sagen, daß, wenn die Schildläuse monophyletisch entstanden sind,

ihre Ausgangsformen ohne die Hefen, Bakterien usw. auskommen mußten. Erst die Unterabteilungen, wie die Lecaniinen, Coccinen, Aspidioten, Monophlebinen und wie sie alle heißen, boten die Einförmigkeit, die den Gedanken aufkommen läßt, daß ihre Symbiose auf eine einmalige Acquisition zurückzuführen sein könnte.

Jedenfalls kommen wir zu dem immerhin wichtigen Resultat unserer Überlegung, daß die intrazellulare Symbiose der Insekten mit Pflanzen eine relativ junge Erwerbung darstellt und erst nach der Aufteilung in die heute vorhandenen Familien, ja Unterfamilien vor sich gegangen sein kann.

Wir haben schon an anderer Stelle an der Hand von Beobachtungen über die Lecaniinensymbionten versucht, über eine weitere, hieran anschließende Frage Klarheit zu gewinnen. Bietet uns der Vergleich der Symbionten einer größeren Artenzahl in einer Unterfamilie von streng geschlossenem Charakter Anhaltspunkte dafür, ob hier nun jede Spezies sich abermals selbständig ihre Insassen erworben hat oder ob der Zeitpunkt der Aufnahme zumeist dem der Artbildung vorausging? Wir kamen zu dem Schluß, daß sich hier eine sichere Antwort nicht mehr geben läßt und auch nie wird geben lassen. An dieser Stelle mündet unsere Frage in Artbildungsprobleme der niederen Pflanzen ein. Wohl konnten wir die Symbionten von Art zu Art als spezifische charakterisieren, aber wir wissen nicht, in welchem Grade diese Unterschiede auf Milieueinflüsse zurückzuführen sind. Auch dann, wenn man hier einmal zielbewußte Versuche mit Reinkulturen anstellt, wird man keine Antwort geben können; vermutlich werden zum Teil trennende Merkmale schwinden, und die Symbionten einer Anzahl Formen als identisch erkannt werden und andere sich auch unter gleichen Bedingungen konstant verschieden verhalten. Aber wir werden nie erfahren können, inwieweit es sich hier um erbliche, aber trotzdem erst in den Wirten entstandene Arten handelt.

Immerhin scheint mir aus allgemeinen Überlegungen heraus die Annahme sehr wahrscheinlich, daß die Fülle der Arten der Symbiontenwirte erst nach Aufnahme der Gäste geworden ist. Anderenfalls stünden wir vor der trotz der geschilderten zahlreichen Infektionsmöglichkeiten schwer vorstellbaren Tatsache, daß es diesen Tausenden über die ganze Erde zerstreuten Arten ausnahmslos gelungen ist, jeweils ganz nahestehende Symbionten in sich aufzunehmen und ihnen ganz die gleichen Wohnstätten zu bieten. Lehnen wir eine derartige ungeheuerliche Konvergenzerscheinung ab,

so müssen wir aber auch den nötigen Schluß tun, daß zum mindesten ein sehr großer Teil der Differenzen der Symbionten innerhalb einer homogenen Gruppe sekundär im Wirtsorganismus parallel dessen verschiedene Wege gehenden Anpassungen erst entstanden ist.

Wie so eine gestaltliche Beeinflussung der Symbionten durch den Wirt sehr wahrscheinlich wird, kann man aber auch an die umgekehrte Möglichkeit denken. Eine umformende Einwirkung des Fremdlings auf den tierischen Organismus gehört ebenfalls in den Bereich des Denkbaren. Ich meine dabei nicht unmittelbare Einflüsse auf die innere Organisation, die ja in den Mycetomen mit ihrer weitgehenden Einfügung in seine Architektur, man erinnere sich nur an das Verhalten der Tracheen, ohne weiteres vorliegen, sondern indirekte, auf die äußere Erscheinung, den Bau der Mundgliedmaßen und dergleichen wirkende. Wenn die Vereinigung einer Insektengruppe mit einem bestimmten Mikroorganismus dessen Ernährungsmöglichkeiten wesentlich erweitert, so wird sich das allmählich ja auch in spezifischen Anpassungen an diese äußern. Man kann sich z. B. sehr wohl vorstellen, daß eine Insektenlarve zunächst nur in der Lage war, in relativ weichen Pflanzenteilen zu minieren, etwa in Blättern oder Trieben, und sich hier von dem Inhalt der durch seine Freßwerkzeuge zerstörten Pfanzenzellen zu ernähren. Auf diesem Stadium siedelte sich in ihm ein Zellulose spaltender Pilz an, der ihm die zahlreichen, bisher unverdaulichen, weil unversehrten Zellen aufschloß, und damit wurde er allmählich in die Lage versetzt, sich in dickwandigeren Zellen eingeschlossener Reservestoffe zu bemächtigen, oder gar, von dem überschüssigen Zucker lebend, in verholzten Teilen seiner Futterpflanze zu leben und hier vor Nachstellungen ungleich sicherer zu sein. Parallel diesem Wechsel aber müßten sich neben neuen Instinkten stärkere Mandibeln, kräftigere Muskeln, anders geartete Nachschiebevorrichtungen und dergleichen mehr einstellen. Oder man könnte sich denken, daß erst der Erwerb gewisser an Symbionten gebundener Fähigkeiten den Anstoß gegeben hat, daß aus vordem auf Mallophagenweise von Schuppen, Blutgerinnseln und Ähnlichem sich ernährenden Tiere die heutigen Pediculiden geworden sind.

Damit haben wir uns zwar schon weit vom Boden der Tatsachen entfernt, aber man wird immerhin die Möglichkeit solcher auf eine durch Symbionten bedingte physiologische Veränderung hin sich einstellender korrelativer Wandlungen zugeben müssen.

V. Die Leuchtsymbiose

1. Geschichtlicher Überblick

Mit der Schilderung der Algensymbiose, der Symbiosen bei allen möglichen Insekten, wie wir sie im vorangehenden Abschnitt dargestellt, und der vereinzelten Vorkommnisse, wie etwa bei Cyclostoma, wären noch vor wenigen Jahren unsere Kenntnisse von der intrazellularen Symbiose zwischen Tier und Pflanze erschöpft gewesen. Heute schließt sich bereits ein weiteres großes Gebiet an, dessen Grenzen mit Sicherheit abzustecken wir noch gar nicht in der Lage sind. Das Neuland, das sich hier den Zoologen, Physiologen und Bakteriologen öffnet, stellt wohl das Reizvollste dar, was sich dem Symbiontenforscher bietet. Wir können nach den Untersuchungen, die Pierantoni und der Verfasser selbst angestellt haben, heute schon mit Bestimmtheit sagen, daß jedenfalls ein beträchtlicher Teil der tierischen Leuchterscheinungen auf ein Zusammenleben mit leuchtenden Symbionten zurückzuführen ist. Wenn man bedenkt, welche unübersehbare Literatur man über diese ungewöhnliche, an den Tieren und Pflanzen sich äußernde Energieform angehäuft hat, die von jeher das Interesse des Laien wie des Forschers auf sich lenkte, und daß sich die Namen einer Anzahl hervorragender Zoologen und Botaniker, wie Panceri, Dubois, Brauer, Chun, Molisch an diese knüpfen, so muß es seltsam anmuten, daß man so lange an einer Möglichkeit vorüberging, die, wenn man sie einmal durchgedacht hat, zu einer außerordentlich naheliegenden wird. Bei älteren Autoren, wie Panceri, hätten allerdings die optischen Hilfsmittel und die zur Verfügung stehenden Untersuchungsmethoden schwerlich ausgereicht, bei den neueren waren es die vorwiegend anatomisch-histologischen Interessen, die im Wege standen (Brauer, Chun), oder der Bann bestimmter einmal gefaßter theoretischer Vorstellungen über die Natur des Leuchtens (Dubois).

Gelegentlich ist allerdings der Gedanke an eine Leuchtsymbiose schon früher aufgetaucht. Dubois (1888, 1889) fand in der Wandung

des Sipho der leuchtenden Bohrmuschel Pholas dactylus normalerweise Mikroorganismen, die in Bouillon, die mit dem tierischen Gewebe hergestellt war, schön leuchtende Kolonien gaben, und von Pelagia noctiluca, der bekannten leuchtenden Meduse, teilte er mit, daß er in dem von ihr sezernierten Schleim ebenfalls ein Bakterium — von dem bei Pholas verschieden — gefunden habe, das man, die Bedingungen variierend, aufleuchten und erlöschen lassen kann. Von den Kulturen des Bacterium Pholas schreibt er noch dazu ausdrücklich, daß sie den gleichen Einflüssen gehorchen, wie die leuchtenden Gewebe der phosphoreszierenden Tiere. Bald darauf aber stellt er selbst (1890) diese Auffassung wieder in Abrede, die Bakterien bei Pholas seien nur gelegentliche Gäste, der Lichteffekt aber ausschließlich auf Kosten des tierischen Organismus zu setzen.

In der Folge begegnen wir der Annahme einer Leuchtsymbiose kaum mehr; man könnte höchstens eine Bemerkung Steuers in seiner Planktonkunde heranziehen, wo er mitteilt, daß er im Golf von Triest oft die langen Ketten von Salpa africana-maxima in weißem kontinuierlichem Lichte erstrahlen sah, das sich stets auf den Eingeweideknäuel beschränkte. Außer an die Möglichkeit, daß hier leuchtende Planktonten gefressen wurden, die auch schon Keller in Betracht zieht, denkt er daran, daß vielleicht gar eine Symbiose zwischen Salpen und Leuchtbakterien vorliegen könnte.

Ein tierisches Leuchten, das gelegentlich auftritt und durch parasitierende Bakterien hervorgerufen wird, kennt man sehr wohl von einer Reihe von Tieren. Am besten sind wir über die Infektion von Amphipoden durch Leuchtbakterien unterrichtet (Giard und Billet, 1889, 1890). Unter Tausenden von Talitrus findet man hier und da einmal einen, der in schön grünem Licht erstrahlt, und dessen ganzer Körper sich dann als durchsetzt von Bakterien herausstellt, die sich ohne weiteres auf andere, nichtleuchtende Individuen überimpfen lassen und diese nach Ablauf einer bestimmten Zeit ebenfalls leuchtend machen. Man braucht nur die Spitze einer abgeschnittenen Antenne eines solchen in das Blut eines leuchtenden Individuums zu tauchen oder verletzte Tiere in Seewasser zu halten, in dem leuchtende Talitrus zerzupft worden waren. So ließen sich eine ganze Reihe von Passagen ausführen, ohne daß die Leuchtkraft des Parasiten abgeschwächt wurde; denn daß es sich hier nicht um einen harmlosen Gast handelt, geht daraus hervor, daß die Infektion allemal nach etwa sechs Tagen mit dem Tode des

Krebses endet. Auch Orchestia-Arten und eine Reihe weiterer Amphipoden konnten so leuchtend gemacht werden, ja sogar Landisopoden und Fischkadaver. Dekapode Krebse aber stellten sich als unempfänglich heraus. Von besonderem Interesse ist für die Folge noch, daß zwar künstliche Kulturen des Bakteriums auf den verschiedensten Nährböden gelangen (gewöhnlicher Agar, Gelatine, Kartoffeln) u. a., daß alle diese aber kein Leuchtvermögen bekundeten. In die Krebse überführt gewannen sie aber ihre alte Fähigkeit, zum Teil allerdings etwas abgeschwächt, wieder.

Auf Grund solcher Erfahrungen wird es von vornherein sehr wahrscheinlich, daß eine Anzahl weiterer Angaben über gelegentlich einmal leuchtend gefundene Tiere, soweit sie nicht durch leuchtendes Futter veranlaßt wurden, auf Infektionen zurückzuführen sind. Ich denke dabei z. B. an leuchtende Sagitten, Chironomiden und Chironomidenlarven, die von zwei Autoren beschriebene Luminiszenz von Gryllotalpa, oder die von Schmetterlingsraupen, für die Boiduval und Gimmerthal bürgen. In Mangolds „Produktion von Licht“ wird man noch mehr solche Fälle, z. T. auch auf Käfer bezügliche, zusammengestellt finden. Inwieweit das schon oft gesehene Leuchten von in der Erde lebenden Oligochäten, z. B. Lumbricus-Arten, auch auf eine wirkliche parasitäre Überschwemmung durch Leuchtbakterien zurückzuführen ist oder allein durch deren Existenz in den oberflächlichen Schleimabsonderungen zu erklären ist, bleibt unentschieden. Auch ein Teil der Lichterscheinungen an Myriapoden wird wahrscheinlich hierher zu rechnen sein.

Daß man die Möglichkeit einer Leuchtsymbiose, obwohl sie solche Fälle von Leuchtparasitismus nahelegen mußten, weiterhin nicht mehr diskutierte, daran wird nicht zuletzt die entschieden ablehnende Haltung von Molisch schuld gewesen sein, den seine bedeutsamen Untersuchungen über leuchtende Pflanzen zu einer Autorität auf dem Gebiet machten. Er untersuchte erneut das Leuchtsekret von Pholas, von dem man sich bei geeigneter Behandlung eine ziemliche Menge verschaffen kann, und fand, wenn er es mit Salzpeptongelatine vermischte, und in Petrischalen ausgoß, „neben einem Heer verschiedenartiger mitunter auch einzelne leuchtende Bakterienkolonien“. Da man aber längst die Erfahrung gemacht hat, daß den meisten Seetieren photogene Bakterien anhaften, so beweist nach ihm ein solcher Befund für unsere Frage gar nichts. „Es wäre an der Zeit“, schreibt er, „daß dieses Märchen (von dem Bestehen einer Leuchtsymbiose), das selbst in den neuesten

Büchern und Schriften immer wieder von neuem aufgetischt wird, endlich einmal aus der Literatur verschwinden würde" (1912).

1914 wurde aber das „Märchen" aufs neue von zwei Seiten aufgetischt und wird seitdem nicht mehr aus der Literatur verschwinden können. Pierantoni (1914) erklärte nämlich die Leuchtorgane der Lampyriden für Wohnstätten leuchtender Bakterien und ich selbst sprach mich in entsprechendem Sinn für die Leuchtplatten eines marinen Tieres, des Pyrosoma, aus. Beide sind wir unabhängig voneinander, ausgehend von den Symbioseerscheinungen an Hemipteren und anderen Insekten, dazu gekommen, in dieser Richtung das Gebiet auszudehnen. Auch ich hatte zunächst bei den Lampyriden, veranlaßt durch die Erscheinung, daß hier bereits die Ovarialeier leuchten, also vielleicht eine Infektion derselben vorliegt, an eine Symbiose gedacht, aber zunächst keine Anhaltspunkte gewonnen. Pierantoni war hierin glücklicher und die Zweifel, die ich seiner ersten kurzen Mitteilung gegenüber noch hatte, kann ich heute keineswegs mehr aufrechterhalten. Desto sicherer war ich bei den Pyrosomen, deren Symbionten viel größer sind und von denen Julin so eigentümliche embryologische Mitteilungen machte, daß sie einzig als Übertragungsweise fremder Organismen nach Art der bei Aleurodes beschriebenen verständlich werden konnten. Seitdem haben wir uns beide, durch die Ereignisse des Krieges isoliert, mit dem Problem weiter befaßt und sind, jeder für sich, zu der Überzeugung gelangt, daß die mannigfachen Einrichtungen der leuchtenden Tiere des Meeres in weitem Umfang auf solche Weise ihre Deutung finden müssen. Ohne daß ich wußte, daß Pierantoni (1918) die Leuchtorgane der Cephalopoden als Mycetome erkannte und dieses Ergebnis in der Weise zu verallgemeinern neigt, wie es zweifellos verallgemeinert werden muß, teilte ich (1919) mit, daß ich das Leuchten der Ctenophoren und vermutlich auch der Pennatuliden und der Phyllirrhoe auf Bakterien zurückführen müsse, daß die Grenzen der Erscheinung noch gar nicht abzusehen sind und daß es sehr wohl denkbar wäre, daß auch so komplizierte Organe, wie die der Fische, nur Herbergen von photogenen Mikroorganismen sind.

Wenn im folgenden nun der Stand unserer Kenntnisse von der Leuchtsymbiose geschildert wird, so kann es sich, diesen Umständen entsprechend, nur um ein Augenblicksbild handeln, denn an keiner Stelle verspricht die Symbioseforschung für die nächste Zeit so viele neue Resultate, wie hier.

2. Leuchtsymbiose bei den Coleopteren

Wir beginnen mit der Leuchtsymbiose bei den Käfern, nicht nur, weil sie die erste, einwandfrei erkannte darstellt, sondern weil sie sich an die vorangehend beschriebenen Fälle von Symbiose bei Insekten anreiht und zudem ein engbegrenztes und in sich geschlossenes Kapitel darstellt. Es kann hier aber nicht, wie im folgenden bei dem Leuchten der Pyrosomen, unsere Absicht sein, die gesamten Erfahrungen über die Licht produzierenden Coleopteren zusammenzutragen. Handelt es sich doch um eine Erscheinung, welche von altersher nicht nur Dichter und gefühlvolle nächtliche Schwärmer bewegt hat, sondern auch immer wieder die Neugierde des Forschers auf sich gelenkt hat, die ihren Niederschlag in zahllosen Arbeiten fand. Hier soll nur das hervorgehoben werden, was uns nun, nachdem Pierantoni die Leuchtorgane als Mycetome erkannt hat, besonders angeht und nötig ist, um die Verhältnisse mit den übrigen Symbiosen in Beziehung setzen zu können. Auf allzuviele Einzelheiten können wir um so eher verzichten, als Mangold in seiner Zusammenfassung den Leuchtkäfern — im Gegensatz zu den Pyrosomen — ziemlich breiten Raum gegeben hat, auf dessen illustrativen Teil auch als Ergänzung hingewiesen sei, und Bongardt (1903) eine eingehende literarische Einleitung seiner Studie voransetzte.

In zwei einander nahestehenden Gruppen begegnen uns unter den Käfern Leuchterscheinungen, die nicht auf zufällige parasitäre Überschwemmungen zurückzuführen sind, bei den Malacodermiden und Elateriden. Während man früher allgemein annahm, daß die Leuchtproduktion nur auf Grund wohlumschriebener und kompliziert gebauter, mit Tracheen und Nerven versorgter Leuchtorgane vor sich gehen könne, konnte Dubois (1886, 1887) den bedeutsamen Nachweis führen, daß bereits die Eier der Tiere, selbst vor der Befruchtung, noch innerhalb des Oviduktes zu leuchten vermögen. Schon lange vor ihm tauchten zwar derartige Angaben auf: Schmid (1803) und Rogerson (1821) sahen die abgelegten Eier der Lampyris leuchten, ebenso Murray (1828) und Laboulbène (1882), Owsjannikow (1867) konnte sogar mitteilen, daß er die noch im Muttertier befindlichen Eier einen matten Schein ausstrahlen sah, aber diese Angaben wurden in ihrer Bedeutung dadurch herabgedrückt, daß sich Stimmen erhoben, die solche Beobachtungen nur auf eine äußerliche Behaftung der Eier mit kleinen Teilchen der mütterlichen Leuchtorgane zurückführen wollten, die bei der Ei-

ablage oder der Präparation verletzt worden wären (Newport, 1887 und Wielowiejski, 1882). Demgegenüber stellte Dubois bei Pyrophorus, wo es ohne weiteres möglich ist, ohne Verletzung der ventralen Organe die Ovarien von der Rückenseite herauszuholen, deren Leuchten einwandfrei fest, zeigte, daß man, solange das Ei unverletzt ist, keine leuchtende Materie von ihm abwischen konnte und daß andererseits, wenn man ein solches ansticht, ein leuchtender Tropfen herausquillt, der sein Licht den damit besudelten Fingern mitteilt. Auch wies er mit Recht darauf hin, daß die abgelegten Eier von Lampyris ihr Licht ja ungleich länger behielten, als isolierte Teile von Leuchtorganen des gleichen Tieres dies vermögen.

Damit war für die Diskussion des Wesentlichen an den Leuchterscheinungen eine wichtige Grundlage gewonnen. Die Schlüsse, die Dubois hieraus zog, streiften nahe an eine richtige Erkenntnis des Sachverhaltes. Es ist nicht der gesamte Leuchtapparat, an den die Erblichkeit der Erscheinung geknüpft ist, schließt er, sondern nur das wesentliche Prinzip der Biophotogenese, und dieses ist enthalten in gewissen kleinsten Granulationen, die sich entwickeln und vermehren können, und die nicht nur in den leuchtenden Teilen der Organe, sondern auch bereits in den Eiern vorhanden sind. Dubois nennt diese Gebilde „Vakuolide“ und sieht in ihnen elementare, hochbedeutsame Strukturen der lebendigen Substanz, die auch Träger einer Reihe anderer Funktionen sein können. „Ce flambeau de la Vie jamais ne s'éteint un seul instant en passant de l'œuf aux larves, des larves aux nymphes et de ces dernières aux Insectes parfaits, pour retourner aux œufs et ainsi de suite pendant de longs siècles“ (1914). Wer würde, wenn er von einer derartigen Übertragung des Lichtes durch die Eier auf die Nachkommen hört, nicht an die stete Weitergabe der Symbionten so vieler Tiere durch eine Infektion der Eizellen denken? Nach den Untersuchungen Pierantonis kann tatsächlich kein Zweifel mehr sein, daß es sich auch hier um eine solche handelt. Wenn auch die Art des Übertrittes noch nicht genauer studiert wurde, so vermochte er immerhin in Ausstrichen aus jungen Entwicklungsstadien bereits die symbiontischen Bakterien nachweisen, die sich auch in den Leuchtzellen der Organe in der Folge finden. Auf Schnitten gewann er den Eindruck, daß sie zu dieser Zeit noch in den zahlreichen Dotterzellen in kleine Kugeln oder Kapseln vereint liegen, die späterhin fehlen. Völlige Klarheit über das Verhalten der Bakterien bei der Übertragung und während der Entwicklung besitzen

wir aber noch keineswegs. Nach Dubois' Meinung stellt den Sitz des Leuchtens der unentwickelten Eier der „vitellus de formation", also wohl das sog. Keimhautblastem und nicht die eigentlichen Dottermassen dar, und nach der Furchung das Blastoderm, von dem sich in der Folge das nach ihm den Leuchtorganen den Ursprung gebende Ektoderm ableitet.

Beim Ausschlüpfen der jungen Larvenstadien besitzen diese bereits wohlumschriebene Leuchtorgane, so die nun in altem Holz minierende Pyrophoruslarve auf der Ventralseite dort, wo Kopf und Prothorax aneinandergrenzen, zwei etwa eiförmige, in der Mitte sich berührende Gebilde, die mit Tracheen sehr wohl versorgt sind. Nach der zweiten Häutung aber gesellen sich hierzu noch weitere Leuchtorgane auf den acht ersten Abdominalgliedern, derart, daß auf jedem Glied drei Organe sitzen und alle in Längsreihen angeordnet sind. Lediglich das erste und letzte Glied trägt nur je ein medianes, so daß das ganze einem funkelnden geöffneten Armband gleicht, dessen Schloß jederseits ein besonders leuchtender Brillant ziert (Dubois). Bei anderen tropischen Elateriden, wie etwa bei Phengodes-Arten, sind die larvalen Organe wieder anders geordnet. Die Leuchtorgane der Puppe von Pyrophorus sind bis jetzt unbekannt geblieben. Die Imagines von Pyrophorus noctilucus aber besitzen nur drei leuchtende Stellen, zwei elliptische seitlich auf der Rückenseite des Prothorax und eine dritte ventral am ersten Abdominalsegment, die, wenn die Tiere nicht fliegen, vom Metathorax überdeckt wird.

Bei Lampyris noctiluca sind wir über alle Stadien unterrichtet (Dubois). Hier schlüpfen die Larven mit einem paarigen Organ auf dem vorletzten Abdominalglied und behalten dies allein durch alle Häutungen bei. Über der betreffenden Stelle unterbleibt in zweckmäßiger Weise eine Bräunung des Chitins. Von besonderem Interesse scheinen mir die Beobachtungen Dubois', daß zur Zeit der Häutung und in der kurzen Zeit, in der das neue Chitinkleid noch nicht ausgefärbt ist, über den ganzen Körper der Lampyrislarve ein leichtes Leuchten strahlt, und daß das gleiche von der Puppe gilt, die während der ganzen Ruheperiode, die sie zusammengekauert verbringt, ein gleichmäßiges, ruhiges Licht aussendet, neben dem sich auch das der eigentlichen Leuchtorgane erhält, welche offenbar den umwälzenden Ereignissen der Metamorphose entzogen sind. Wir müssen notwendig daraus schließen, daß in diesem Stadium die Leuchtbakterien noch nicht restlos in den

Leuchtorganen konzentriert sind, sondern den Körper überschwemmen, und eine solche Annahme macht es uns verständlich, daß während des Larvenlebens und bei den Malakodermen auch noch nach der Verpuppung so zahlreiche neue Leuchtorgane begründet werden können.

Denn bei Lampyris noctiluca werden nur im männlichen Geschlecht von der Imago die larvalen Organe allein beibehalten, das Weibchen aber wird in erhöhtem Maße geziert, indem hierzu noch im vierten Abdominalsegment zwei weitere kleine Organe, im fünften und sechsten zwei große durch die dorsoventralen Muskelzüge stellenweise umgrenzte unpaare Leuchtplatten hinzukommen (Bongardt). Wir können auf die von Art zu Art und Geschlecht zu Geschlecht sehr wechselnde Zahl und Anordnung der Organe der übrigen Lampyriden nicht näher eingehen, es genügt, auf die Regellosigkeit der Verhältnisse, die uns auch bei anderen symbiontischen Leuchtorganen wieder begegnet (Cephalopoden), besonders hinzuweisen. Während das Weibchen von Lampyris splendidula nicht weniger als 14 zählt (Bongardt), besitzt das nordamerikanische Photinus-Weibchen nur zwei, allerdings besonders große.

Was nun den feineren Bau der Leuchtorgane anlangt, so sind vornehmlich zwei verschiedene, von einer zelligen Hülle zusammengehaltene Zelltypen auseinanderzuhalten, eine nach innen zu gelegene, mit Uraten reichlich gefüllte und daher opake Zone, die man heute allgemein für eine nur sekundäre Beigabe hält, die die Aufgabe hat, das Licht zu konzentrieren und so als Reflektor zu dienen, und eine davon deutlich zu trennende, dem Chitin zugewandte, helle Zone, die aus den eigentlich leuchtenden Zellen aufgebaut ist. Diese sind auf den ersten Blick von feinsten Granulationen erfüllt, in denen Dubois verschieden alte „Plastiden" sieht. Pierantoni aber konnte nachweisen, daß sich in diesen Zellen, von denen schon M. Schultze (1865) überzeugt war, daß es die allein Licht aussendenden sind, zahlreiche Bakterien finden, die teils stäbchenförmig, teils kokkenartig gestaltet sind. Auf Ausstrichen nahmen sie eine ganze Reihe von Bakterienfärbungen sehr gut an, so Metylenblau, Gentianaviolett, Thionin und Giemsa. Pierantoni glaubt, daß es sich um zwei auseinandezuhaltende Symbiontenformen dabei handelt, von denen die erste bald stäbchenförmig, mehr oder weniger lang, oft bis 10 μ verlängert, bald gedrungen gleich Kokken, im Kranz oder zu zweien vereint ist, wobei der Durchmesser stets der gleiche $^1/_2\mu$ bleibt. In künstlichen Kulturen,

die auf Agar mit Peptonzusatz gelangen, und scheibenförmig, hellgelb opaleszierend wuchsen, erscheinen sie durchweg viel kürzer. Die zweite ist viel kleiner, 1—2 μ lang, $^1/_9$ — $^1/_{10}$ μ dick, ihre Stäbchen fast stets verdoppelt und von konstanter Länge. In Kulturen auf gleichem Nährboden, die etwas opaker und intensiver gelb wurden, behielten sie ihre Gestalt, von geringfügigen Verkürzungen abgesehen, bei. Die erstere färbte sich auch viel intensiver mit Metylenblau.

Soweit Pierantonis Befunde. Wir würden sie gerne etwas ausführlicher haben, denn ein Skeptiker könnte an die Möglichkeit denken, daß die Stäbchen und Körnchen doch nur der Zelle selbst eigene Plastiden, Vakuolide, Mitochondrien oder wie man die zumeist identischen Strukturen benennen will, darstellen, und Dubois weist Pierantonis Auffassung auch ausdrücklich in diesem Sinne zurück (1914). Die künstlichen Kulturen aber könnte ein solcher immer als durch Verunreinigung entstanden deuten, zumal sie offenbar nicht leuchten, denn sonst hätte es Pierantoni wohl mitgeteilt. Letzterer Umstand darf aber nicht als stichhaltiger Einwand gelten, denn wir haben ja an den parasitären Leuchtbakterien der Asseln gesehen, wie diese im Tiere leuchteten, in Kultur aber nicht. Hier aber wurde die Identität dadurch bewiesen, daß jene nichtleuchtenden Bakterien bei erneuter Verpflanzung in eine Assel wieder ihre alte Fähigkeit bekamen. Was aber vor allem, von der auf solche Weise sich allein zwanglos erklärenden Tatsache der leuchtenden Ovarialeier abgesehen, geeignet ist, Pierantonis Auffassung zu stützen, ist der Umstand, daß sich, wie wir sehen werden, in ganz einwandfreier Weise die Leuchtorgane einer Reihe anderer Tiergruppen als „Myeetome“ erklären lassen.

Jener prinzipielle Unterschied in Leuchtzellen und Uratzellen besteht nicht nur bei den Malakodermen, sondern auch den Elateriden. Pierantonis Studien erstreckten sich nur auf Lampyris: ich hatte Gelegenheit, die Organe eines Pyrophorus zu untersuchen und findet auch in den entsprechenden Zellen dieses Tieres jene bakterienartigen Gebilde. Ohne auf diesen histologischen Befund viel Wert legen zu wollen, erscheint es ja von vornherein selbstverständlich, daß die Leuchtorgane beider Gruppen, die sich nicht nur morphologisch, sondern auch physiologisch in so vielem gleichen, unter das gleiche Prinzip fallen.

Daß die Uratzellen nichts zum eigentlichen Leuchtprozeß Notwendiges darstellen, geht zu allem Überfluß daraus hervor, daß sie

in den knollenförmigen Organen des Weibchens von Lampyris splendidula überhaupt fehlen (Wielowiejski, 1882; Bongardt, 1903). Zudem ist es ja eine häufige Erscheinung, daß Zellen des Fettgewebes bei den Insekten mit Uraten vollgestopft werden und so als Speichernieren dienen. Der tierische Organismus verwendet nur hier ein sich ihm an sich schon bietendes Endprodukt seines Stoffwechsels zu biologischen Zwecken, wie dies etwa in ähnlicher Weise anderweitig mit Schillerglanz erzeugenden Guaninkristallen geschieht.

Wertvoller für den Leuchtprozeß ist die Tracheenversorgung, die in Organen der Larven wie der Imagines gleich gut durchgeführt wird. Ihrem Studium haben sich die Autoren von M. Schultze an mit besonderer Vorliebe zugewendet. Für die meisten Leuchtorgane der Lampyriden sind schöne, sternförmig verästelte Tracheenendzellen charakteristisch, die die Zone der Leuchtzellen durchsetzen, und in denen sich die Tracheenäste in feine Kapillaren aufteilen. Für das Zustandekommen des Leuchtprozesses unbedingt erforderlich sind sie jedoch keineswegs, was schon daraus hervorgeht, daß sie in den seitlichen Leuchtknollen der Weibchen von Lampyris splendidula und bei den Weibchen und Larven von Lampyris noctiluca völlig fehlen. Auch bei Pyrophorus fand Heinemann, daß sie durchaus nicht vorhanden sind, sondern die gründliche Sauerstoffversorgung durch eine pinselartige Verzweigung der Tracheen gewährleistet wird.

Auf dem Boden der Vorstellung von einer Leuchtsymbiose stehend, müssen wir schließen, daß diese Luftzufuhr den pflanzlichen Insassen zugute kommt, ohne daß wir zunächst entscheiden können, ob sie nur durchgeführt wird, weil die Symbionten in hohem Grade sauerstoffbedürftig sind oder weil dadurch ihre Leuchtkraft gesteigert wird.

Die physiologischen Studien über das Leuchten der Käfer und Erfahrungen über die Notwendigkeit des Sauerstoffzutrittes zum Aufleuchten gewöhnlicher Leuchtbakterien weisen unzweifelhaft nach der letzteren Richtung. Molisch konnte zeigen, daß bei Luftabschluß gehaltene Leuchtbakterien des Leuchtens unfähig sind und daß sie bei Sauerstoffzutritt sofort aufleuchten. Läßt er durch ein Glasrohr voll nichtleuchtender Bakterien eine Luftblase aufsteigen, so leuchtet der Inhalt sofort auf. Und Beijerinck (1889) stellte entsprechende Versuche noch einwandfreier an, indem er den dabei, wie wir noch später sehen werden, möglicherweise wirk-

samen Faktor mechanischer Erschütterung auszuschalten vermochte. Er mischte nämlich in einem Reagenzglas eine Leuchtbakterienkultur in Bouillon mit einem chlorophyllhaltigen Blätterextrakt und konnte feststellen, daß die Kultur, nachdem sie im Dunkeln durch den Verbrauch des vorhandenen Sauerstoffes ihre Leuchtkraft verloren hatte, wieder aufleuchtete, wenn man sie nur eine Minute lang dem Sonnenlicht aussetzte, ja sogar, wenn nur der Schein eines rasch verbrennenden Zündholzes auf sie gefallen war. Damit gewann er ein denkbar empfindliches Reagenz zum Nachweis kleinster von Chlorophyll gebildeter Sauerstoffmengen.

Die Bedeutung, die in der Folge noch die innigen Beziehungen zwischen dem Leuchten und der Anwesenheit von Sauerstoff für unser Problem des tierischen Leuchtens bekommen werden, nötigen uns schon hier noch zu weiteren Hinweisen. Beijerinck (1890) konnte auch nachweisen, daß die geringsten, von Algenzellen ausgeschiedenen Sauerstoffmengen die Bakterien zum Aufleuchten bringen, indem er marine Diatomeen oder andere Algen mit solchen in Gelatine vermischte und zwischen zwei parallele Glasplatten brachte. Sobald er dann die Gelatine belichtete, leuchteten auch die Bakterien an den Stellen, wo der Sauerstoff frei wurde, auf. Molisch entnehme ich ferner, daß er sich von dem fast momentanen Aufleuchten der Bakterien bei Sauerstoffzufluß dadurch überzeugte, daß er „eine leuchtende Stichkultur des Bacterium phosphoreum lose in eine durch alkoholische Pyrogallussäure vollkommen sauerstofffreie Eprouvette brachte, wie sie zur Durchführung anaerober Bakterienkulturen verwendet wird. Nach einiger Zeit, sowie die letzten Spuren von Sauerstoff verbraucht sind, erlischt das Bakterienlicht. In dem Momente, da man die Eprouvette öffnet, erscheint es wieder“.

Solange aber die für das Zustandekommen des Leuchtprozesses nötigen Bedingungen erfüllt bleiben, ist das Licht der freilebenden Bakterien stets ein kontinuierliches. Wie verhalten sich nun die Erfahrungen über das Licht der Leuchtkäfer zu diesen Eigentümlichkeiten des unzweifelhaften Bakterienlichtes? Was die Elateriden anlangt, so geben die Studien Dubois' und Heinemanns (1886) darüber Aufschluß. Es handelt sich bei ihnen um nächtliche Tiere, die sich tagsüber verborgen halten und schlafen. Während man zunächst nur vom wachen und herumschwärmenden Käfer die Lichterscheinung kannte, vermochte letzterer festzustellen, daß man an gesunden „Cucujos“ auch im Schlafe ein sanftes, kontinuierliches Leuchten bemerken kann, das er als „Zellenleuchten“ bezeichnet und damit dem

„Gebläseleuchten“ gegenübergestellt, das ungleich lebhafter, nur am wachen, energisch atmenden Tiere auftritt und hier vollkommen proportional der Intensität der Atmung ist. Ein solches kontinuierliches Zellenleuchten stellt man auch noch 24 Stunden nach dem Tode fest. Die Beziehung des „Gebläseleuchtens“ zur Atmung geht aus zahlreichen Beobachtungen hervor. Drückte z. B. Dubois auf das Abdomen des Käfers, so daß das Blut zu den Organen strömte, so leuchteten diese lebhaft auf, wenn das Licht schon erloschen war oder verstärkten ihren Glanz, wenn er schon im Abnehmen war. Hemmt man umgekehrt die Zirkulation durch Zurückbiegen des Prothorax, so läßt das Leuchten sogleich nach und nimmt erst wieder zu, wenn die Blutzufuhr aufs neue ermöglicht wird. Zerstörte Dubois das Dorsalgefäß, so blieb wohl ein mattes kontinuierliches Leuchten, aber dieses konnte durch kein Mittel mehr gesteigert werden. Wir müssen also offenbar zweierlei Wege der Sauerstoffzufuhr unterscheiden, einen direkten, auf dem Wege der in die Organe eintretenden Tracheen, und einen indirekten, durch die Bespülung mit der Blutflüssigkeit, können aber im einzelnen Falle nicht immer genau die beiden Faktoren scharf gegeneinander abgrenzen. Nach Dubois ist der Einfluß des Blutes der ursprünglichere und überwiegende. Man könnte also vielleicht annehmen, daß das „Zellenleuchten“ mehr auf Kosten des Tracheensauerstoffes zu setzen ist, das gesteigerte Leuchten auf Blutbespülung.

In ganz ähnlichem Sinne sprechen auch die Erfahrungen an Lampyriden. Luciola italica besitzt auf den ersten Blick ein ausgesprochen diskontinuierliches Licht, das in der Minute 80—100 mal auszulöschen und aufzuflammen scheint. Aber Verworn sah bereits, daß auch im Ruhezustand stets ein schwacher, kontinuierlicher Schein, jenem „Zellenleuchten“ vergleichbar, erhalten bleibt und Peters stellte fest, daß auf Phasen des intermittierenden Lichtes Perioden eines matten Scheines folgen können. Einen direkten Zusammenhang des Tempos der Herzschläge mit dem Tempo des Aufleuchtens hat man sicher auch hier schon seit langem beobachtet. Herauspräparierte Organe leuchten wieder eine Weile weiter. Unsere einheimischen Leuchtkäfer endlich senden bekanntlich ein auf den ersten Blick kontinuierliches, aber bei genauem Zusehen ebenfalls Intensitätsschwankungen ausgesetztes Licht aus (Lampyris splendidula nach M. Schultze). Tagsüber sind die Weibchen vom Lampyris noctiluca und splendidula ganz dunkel, während bei dem Männchen ein schwaches Glimmen fortdauert (Steinach 1908).

Wir können hier unmöglich näher auf die zahlreichen z. T. sehr widersprechenden Versuche eingehen, die man angestellt hat, um die Beziehung des Leuchtens zur Atmung aufzuklären. Bei Mangold kann man zudem weitere Einzelheiten nachlesen; für uns ist hier vor allem wichtig, daß er zu dem Ergebnis kommt, daß „mit großer Wahrscheinlichkeit auch bei den Lampyriden der Sauerstoff eine notwendige Bedingung für die Lichtproduktion bildet“.

Kehren wir nun zu den Erfahrungen an leuchtenden Bakterienkulturen zurück und vergleichen sie mit den an den Leuchtorganen gemachten! Denn wir müssen ja überall, wo wir eine Leuchtsymbiose annehmen, zum mindesten nachweisen können, daß sich kein Widerspruch zwischen dem Verhalten des „tierischen“ Lichtes und dem der Leuchtbakterien einstellt, wenn wir auch andererseits sehr wohl damit rechnen müssen, daß das veränderte Milieu vielleicht gewisse Unterschiede mit sich bringt und insbesondere, daß es dem Wirtstiere gelingen könnte, nicht nur durch äußerliche Beigaben, wie Reflektoren, Linsen, verschiedene Pigmente usw. den Effekt des Lichtes zu ändern, sondern auch unmittelbar auf den Stoffwechsel der Symbionten einzuwirken. In beiden Fällen ist das Licht von Haus aus ein kontinuierliches; hier wie dort ist es aber von dem Vorhandensein von Sauerstoff abhängig und dieses Bedürfnis ist es offenbar, das es dem tierischen Organismus möglich macht durch beschleunigte Lufterneuerung in den Tracheen und durch raschere Bespülung mit Blutflüssigkeit die Intensität zu steigern. Die Streitfrage um eine direkte Erregbarkeit der Leuchtmaterie durch Nerven scheidet natürlich mit unserer Erkenntnis völlig aus; denn es kann sich bei scheinbar willkürlichem Leuchten immer nur um eine den Zentren der Atmung unterworfene bessere Sauerstoffversorgung handeln. Der Gegensatz, den man bisher immer besonders betont hat, daß das pflanzliche Leuchten ein kontinuierliches, das tierische ein diskontinuierliches sei, besteht unserer Meinung gar nicht zu Recht. Beide verhalten sich völlig gleich, nur ermöglicht in Zeiten der Ruhe die knappe Sauerstoffversorgung lediglich ein schwaches oder gar kein Leuchten, und das Wirtstier gleicht in seinem Verhalten ganz dem experimentierenden Beijerinck oder Molisch, wenn diese ein Zündholz vor der sauerstoffbedürftigen Bakterienkultur anzünden oder eine Luftblase durch die nicht mehr leuchtfähige Kultur steigen lassen.

Auch die Erfahrung Dubois', daß man, wenn man Leuchtorgane von Insekten zerhackt, bis jede Spur von normalen Zellen

geschwunden ist, und sie dann in Wasser aufschwemmt, eine leuchtende Flüssigkeit gewinnt, die durch Papierfilter hindurchgeht und sich eine Zeitlang leuchtend erhält, ohne noch Zellen zu enthalten, findet jetzt eine naheliegende Erklärung darin, daß durch eine derartige Behandlung eben die Bakterien frei und im Wasser suspendiert wurden. Fügen wir noch hinzu, daß die Farbe des Lichtes in beiden Fällen die gleiche kupfergrüne ist und daß das Spektrum des Bacterium phosphoreum, was seine Ausdehnung betrifft, etwa in der Mitte steht zwischen dem des Mycelium x und dem des Pyrophorus noctilucus, so bedeutet das ein Glied mehr in der Kette von Übereinstimmungen, die zwischen den beiden bisher als verschiedenartig betrachteten Lichtquellen bestehen.

Zerriebene und getrocknete Leuchtorgane der Insekten vermögen bei erneuter Anfeuchtung wieder zu leuchten. Das gleiche gilt für Leuchtbakterien, nur dürfen diese nicht zerquetscht werden. Auch beim Zerreiben der Organe werden es die unverletzt bleibenden Symbionten sein, die dann wieder leuchten.

Jedenfalls kommen wir zu dem Schluß, daß von physiologischer und bakteriologischer Seite unserer Deutung der Leuchtorgane keine Schwierigkeiten gegenüberstehen, ja daß wir durch die Erfahrungen der Botaniker erst in die Lage versetzt werden, das prompte Ein- und Aussetzen des Lichtes zu verstehen. Ich bin mir dabei wohl bewußt, daß diese Übereinstimmung nicht den Wert eines Beweises besitzt, da man ja jederzeit einwenden kann, daß die Biolumiuiszenz eben in der Tier- und Pflanzenzelle ein einheitliche Erscheinung darstelle und daher gleichen Gesetzen gehorchen müsse. Nichtsdestoweniger wird sie dazu beitragen können, die Auffassung Pierantonis zu stützen, nach der die Leuchtorgane der Insekten Wohnstätten symbiontischer Bakterien darstellen.[1]

3. Leuchtsymbiose bei den Pyrosomen

a) Lage und Bau der Leuchtorgane

Die Pyrosomen, jene als Feuerwalzen bekannten, große röhrenförmige Kolonien bildenden Tunikaten, mögen uns als eingehender

1) Vor kurzem (1920) wendete sich P. Vonwiller in einer kurzen Mitteilung über den Bau der Leuchtorgane von Lampyris gegen die Pierantonische Auffassung, allerdings ohne von seiner zweiten ausführlicheren Mitteilung Kenntnis zu haben. Er konstatiert in den Leuchtzellen teils zahllose, teils spärliche, mit der Kullschen Mitochondrienfärbung sich intensiv rötende kleinste, punktförmige Gebilde und glaubt schließen zu dürfen, daß das wechselnde Zellbild mit dem Leuchtvorgang zusammenhängt.

gewürdigtes Beispiel einer noch relativ einfach gearteten Leuchtsymbiose bei marinen Tieren dienen. Nachdem Dubois seine Angaben hinsichtlich Pholas wieder zurückgezogen hatte, waren dies die ersten unter den zahllosen am Meerleuchten beteiligten Organismen, die ich (1914) mit Entschiedenheit als Symbiontenträger angesprochen habe. Seitdem habe ich den pflanzlichen Inhalt ihrer Leuchtorgane alljährlich den Studenten demonstriert. Da glücklicherweise die Pyrosomen auch gerade die marinen Tiere sind, bei denen wir über die Physiologie des Leuchtens weitaus am besten orientiert sind und deren Verhalten eine ganze Reihe von Zügen aufweist, die auch für andere, hinsichtlich des Inhaltes ihrer Leuchtorgane noch nicht studierte Formen, charakteristisch sind, so eignen sie sich besonders zu einer Einführung in das mannigfache Gebiet und zur Gewinnung eines festen Grundes für weitere Forschung.

Die Pracht des Pyrosomenleuchtens, das unter den tierischen Lichterscheinungen obenan steht, muß eine ganz ungewöhnliche sein. Man muß die begeisterten Schilderungen der alten Zoologen lesen, um sich eine Vorstellung von dem Schauspiel zu machen, das insbesondere dann sich bietet, wenn Sturm oder Strömungen große Bänke der pelagisch lebenden Tiere zusammengetrieben haben, etwa die Perons, der der erste Naturforscher war, der dies genoß und der auch das Tier als erster, wenn auch recht mangelhaft, beschrieb. Es war finstere Nacht, der Himmel voll der schwärzesten Wolken und der Sturm trieb das Schiff vor sich her, als man in einiger Entfernung weitausgedehnte phosphorglänzende Wogen wahrnahm. Alles stürzte auf die Brücke, um das Schauspiel zu bewundern, und als man sich inmitten der Feuermasse befand, erkannte man, daß seine einzige Ursache unzählige große Tiere waren, die von den Wellen getragen wurden und mehr in der Tiefe wie rote Kugeln, an der Oberfläche wie Zylinder weißglühenden Eisens erschienen.

Etwa gleichzeitig mit ihm beobachtete Bory de St. Vincent (1807) leuchtende Pyrosomen; er gab ihnen den Namen Monophora und meinte, er hätte es mit einer Holothurie zu tun. 1832 geriet Bennet in ein derartiges Feuermeer und schilderte, wie die Segel von dem Lichte widerstrahlten und man mit Leichtigkeit ein kleingedrucktes Buch nächst den Luken der Kabinen lesen konnte. Ein andermal machte er eine Fahrt mit, auf der das schnellfahrende Schiff während der ganzen Nacht durch solche begrenzte, aber weit ausgedehnte Felder zog. Brachte man die Tiere in die Dunkelkammer, so ward diese so erhellt, daß man in allen Ecken die

Gegenstände gar wohl erkennen konnte. Meyen (1848) schildert das Licht als grünlichblau und so schön, wie er es bei keiner anderen Gelegenheit gesehen habe; alle die künstlichen, mit Zink und Wismut gefärbten Feuer reichten nicht an das schöne Licht der Pyrosomen heran. Endlich urteilt auch Vogt, daß es in der Tat keines unter den vielen leuchtenden Tieren des Meeres gibt, welches eine solche Abwechslung in seinem Lichte und eine solche Intensität seiner Phosphoreszenz zeige.

Suchen wir nun nach dem eigentlichen Sitz der Erscheinung, so geht schon aus den alten Berichten hervor, daß nicht die ganze Kolonie einheitlich leuchtet, sondern besondere leuchtende Stellen zu unterscheiden sind. Der erste, der hier genauere und richtige Angaben machen konnte, war der Neapeler Zoologe Panceri, der überhaupt eine ganze Reihe wertvoller Beiträge zur Kenntnis des tierischen Leuchtvermögens geliefert hat. Er fand, daß jedes Individuum der Kolonie zwei wohlumschriebene Leuchtorgane besitzt, auf deren Lage und Bau wir aber erst eingehen können, wenn wir vorher kurz die Organisation der Einzeltiere und die Art, wie sie zusammenhängen, geschildert haben, deren Kenntnis sich auch als zum Verständnis der physiologischen Erscheinungen nötig herausstellen wird. Wie bei allen Ascidien setzt sich der Darmkanal, mit einer Ingestionsöffnung beginnend, aus einem Kiemendarm, den ein kompliziertes Spaltensystem durchbricht, einem verdauenden Abschnitt, der hier bald karminrot, gelblich oder bräunlich pigmentiert ist, und dem Enddarm zusammen. Den respiratorischen Abschnitt umschließen seitlich die ektodermalen Peribranchialräume, die wie der Enddarm in eine Kloake einmünden, welche durch die Egestionsöffnung mit einem großen zylindrischen Hohlraum, dem gemeinsamen Kloakenraum, in Verbindung steht (Fig. 97). Um diesen herum gruppieren sich die einzelnen, senkrecht zu seiner Längsachse stehenden Individuen, die mittels eines vom Ektoderm ausgeschiedenen, aber von Mesodermzellen durchsetzten Zellulosemantels umhüllt und zusammengehalten werden. Die Zone der Einzeltiere ist einschichtig, das eine Ende der walzenförmigen Kolonie ist geschlossen, das andere offen und wird durch ein kontraktiles Diaphragma eingeengt. Die größten derartigen Kolonien, die man bisher gefunden hat, messen 4 m (Pyrosoma spinosum), gewöhnlich handelt es sich aber um solche, die etwa 10—20 cm lang sind.

Betrachtet man nun eine leuchtende Kolonie genauer, so erkennt man, daß das Licht von Myriaden glänzender Punkte ausgeht,

die in nahezu gleichen Abständen voneinander in den äußeren Regionen der Wandung des Rohres sitzen. Wie wir später noch sehen werden, ist das Leuchten kein kontinuierliches, sondern die Walzen leuchten auf Reize hin allmählich auf und erlöschen dann wieder. An einer solchen eben etwa durch Berührung gereizten kann man dann wahrnehmen, daß zuerst ein Paar solcher Punkte aufblitzt und daß es auch wieder Paare von Punkten sind, die verschwinden. Ist das Licht noch nicht sehr intensiv, so ist sein Ausgangspunkt besser zu erkennen, als wenn alle Tiere entflammt sind und die einzelnen Organe in dem allgemeinen Leuchten untergehen. Auch darf man hierzu nicht die Kolonie aus dem Wasser nehmen, da sonst die höckerige Oberfläche, die fast alle Pyrosomen besitzen, Kristallen gleich das Licht reflektiert (Panceri). Panceri schätzte in einer nur 8 cm langen Kolonie 6400 solcher, den einzelnen Organen entsprechender Leuchtpunkte.

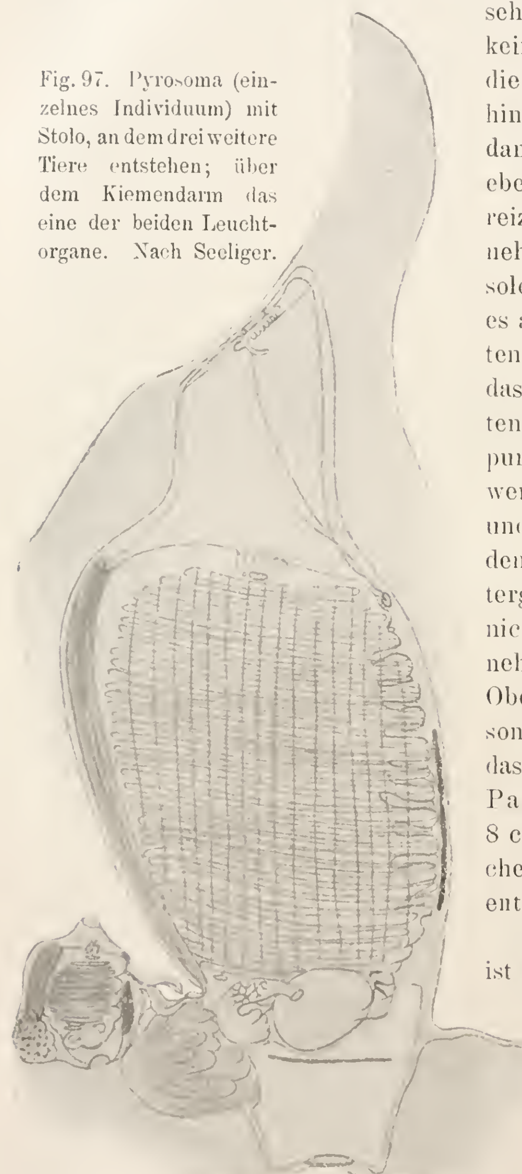


Fig. 97. Pyrosoma (einzelnes Individuum) mit Stolo, an dem drei weitere Tiere entstehen; über dem Kiemendarm das eine der beiden Leuchtorgane. Nach Seeliger.

Jene paarige Anordnung ist darauf zurückzuführen, daß die gesuchten Organe in jedem Individuum zwei mesodermale Zellgruppen darstellen, die beiderseits der Ingestionsöffnung im peripharyngealen Blutraum an dessen äußerer Wandung lose befestigt sind (Fig. 97). Sie bestehen aus einer zumeist einschichtigen, manchmal zweischichtigen Lage, die nach

Seeliger von zwanzig bis mehreren hundert Zellen zusammengesetzt sein kann. Diese selbst sind zumeist rundlich, besitzen einen deutlichen, wandständigen Kern, den Panceri merkwürdigerweise nicht finden konnte; manchmal läßt sie der gegenseitige Druck auch polyedrisch erscheinen. Die gesamte Leuchtplatte ist rundlich oder elliptisch, eine besondere Umhüllung fehlt vollkommen, ebenso jegliche Innervierung, wie Julin mit Sicherheit feststellen konnte. Schon Panceri suchte diese, wie wir sehen werden, nicht unwichtige Frage zu entscheiden, ohne zu einem sicheren Ergebnis kommen zu können.

Bei allen bisher bekannten Pyrosomen fanden sich solche Organe und wir können sicher sein, daß sie ein Charakteristikum der ganze Gruppe darstellt; auch ihr Bau ist ein sehr eintöniger, nur Pyrosoma agassizi macht insofern eine Ausnahme, als nach Neumann hier gelegentlich Exemplare vorkommen, die keine rundlichen Leuchtplatten besitzen, sondern bei denen die Zellen sich in mehreren untereinander verbundenen wurmähnlichen Schnüren dorsoventral zu beiden Seiten der Mundöffnung hinziehen und sie völlig umgreifen. Findet sich diese Variante, so kann man sicher sein, daß alle Individuen einer Kolonie sie wiederholen. Ferner hat sich herausgestellt, daß Pyrosoma agassizi Ritter und P. spinosum, die Neumann aus einer Reihe von Gründen als Pyrosomata fixata den übrigen gegenüberstellt, außer den gewohnten Leuchtplatten noch zwei weitere ganz gleich gebaute Leuchtorgane ventral zu beiden Seiten der Kloakenöffnung besitzen (Neumann, Farran).

Auch die älteren Untersucher sahen bereits jene Gebilde und haben sie auf die verschiedenste Weise gedeutet. Lesueur (1815) und Savigny (1816) hielten sie für die Ovarien, Huxley (1851, 1860) dachte daran, daß diese „Zellmassen“ Nieren sein könnten, C. Vogt (1854) bildet sie ab, Keferstein und Ehlers (1861) nennen sie „linsenförmige Körnerhaufen“ von unbekannter Funktion. Man wird an das Herumraten erinnert, das uns etwa beim „Pseudovitellus“ der Hemipteren begegnete. Andere Autoren, wie Kowalevsky, Seeliger, Salensky haben sie ganz übersehen.

Uns interessiert hier natürlich vor allem die feinere Struktur dieser leuchtenden Zellen, über die auch die verschiedensten Auffassungen geäußert worden sind, die wir heute aber alle als irrig bezeichnen müssen. Panceri beobachtete eigentümliche Granulationen in den Zellen, die er für Tröpfchen einer fettigen Substanz erklärte, wie er sie in allen möglichen Leuchtorganen wiederzufinden

meinte, verführt durch seine hypothetische Auffassung von der Natur des Leuchtens, das er auf einer langsamen Oxydation fettiger Substanzen beruhend glaubte. Auch Seeliger schließt sich hierin Panceri an. Erst Julin gibt dann eine eingehendere, wenn auch immer noch das Wesen völlig verkennende Schilderung, wenn er mitteilt, daß sich im Plasma dieser Zellen ein merkwürdiger Knäuel befindet, der sich aus einem zusammenhängenden oder mehrfach unterbrochenen Strang aufbaut. Dieser soll ein achromatisches Gerüstwerk aufweisen, dem besonders an den Knotenpunkten chromophile Körnchen eingelagert sind (Fig. 98*a*). In einer vorläufigen Mitteilung hierüber äußert er sich dahin, daß der Körper selbst plasmatischer Natur sei, die Granula aber Mitochondrien darstellten (1909). Später stellt er fest, daß sie sich mit spezifischen Chromatinfarben färben, also offenbar eine Nukleinsubstanz seien, daß die Mitochondrienfärbungen aber fehlschlagen. Von dem Fette Panceris findet er nichts. In seinem Bemühen über die rätselhaften Strukturen ins klare zu kommen, gelangt er zu dem Schluß, daß hier „Chromidien" vorliegen, da er aber andererseits keine Anhaltspunkte dafür findet, daß aus dem Kern solche Substanzen austreten, nimmt er an, daß sie das Produkt einer Nukleinsynthese im Protoplasma sind.



Fig. 98. *a*) Zelle aus dem Leuchtorgan von Pyrosoma, *b*) infizierte Testazelle von Pyrosoma. Nach Julin.

Neumann gibt in seiner Zusammenfassung in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches nur an, daß der Inhalt der Leuchtzellen wie Gehirnwindungen anmute. Kowalevsky hält gar jeden Querschnitt durch die Schläuche dieses Knäuels für einen Kern und die wirkliche Zelle für ein ganzes Konglomerat von Zellen mit sehr spärlichem Protoplasma. Ihre, wie ich glaube, definitive Lösung fand diese Streitfrage damit, daß ich (1914) die Pilznatur dieser Einschlüsse erkannte. Eine ganze Reihe von Tatsachen, die die sorgfältigen Untersuchungen Julins über die Entwicklung der Leuchtorgane brachten und auf die wir sogleich zu sprechen kommen,

ließen für mich von vornherein keiner anderen Deutung Raum und was ich zunächst nur als eine Erklärung seiner aus dem Rahmen alles entwicklungsgeschichtlichen Geschehens herausfallende Angaben mitteilte, konnte ich seitdem durch die eigene Untersuchung der Leuchtzellen nur bestätigen. Tatsächlich ist ihr Plasma nach allen Seiten dicht von gedrungenen, mannigfach geschlängelten oder korkzieherartig gewundenen pflanzlichen Organismen durchsetzt. Nie fand ich aber bis jetzt einen einheitlichen Faden, wie ihn Julin allgemein anzunehmen geneigt ist, sondern bei vorsichtiger Mazeration der Zellen ließen sich stets zahlreiche Einzelindividuen isolieren und jedenfalls ist dies der typische Zustand in den Leuchtzellen erwachsener Tiere. Zu meinem Bedauern konnte ich diese Untersuchungen bisher nur an fixiertem Material ausführen. Fig. 99 bildet einige der typischen, stets wiederkehrenden Formen ab. Ihre Vermehrung geschieht durch Querteilung.

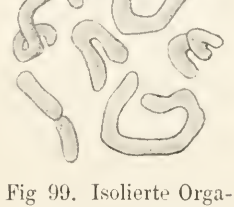


Fig 99. Isolierte Organismen aus dem Leuchtorgan von Pyrosoma. Original.

Was ihren feineren Bau anlangt, so kann ich Julins Beschreibung nur bestätigen, nur muß man sie entsprechend umsetzen. Es läßt sich kein individualisierter Kern in ihnen nachweisen, sondern lediglich Chromatinfarben festhaltende diffuse Körnchen. An Größe und Massigkeit übertreffen diese Symbionten die Leuchtbakterien in den Lampyriden und die später noch von Tintenfischen zu beschreibenden beträchtlich, sie verhalten sich zu ihnen etwa wie unter den Schildläusen die Symbionten von Pseudococcus citri zu denen von Ps. adonidum, und ich halte es auch angesichts ihrer inneren Struktur, die diesen nicht unähnlich ist, für sehr wohl möglich, daß es sich um „Bakterioidenstadien“ von Leuchtbakterien handelt, die sich weitgehend an das intrazellulare Leben angepaßt haben. Hier müssen weitere Untersuchungen, die nur am Meer mit lebendem Material vorgenommen werden können, einsetzen.

Bisher haben wir stets als einen zwingenden Beweis für die fremde Natur irgendwelcher vermutlich symbiontischer Organismen den Nachweis der Übertragung der betreffenden Gebilde in das Ei bzw. den Embryo oder das fertige Tier gefordert und geliefert. Auch hier sind wir über diesen Punkt dank den vorzüglichen Untersuchungen Julins über die Entwicklung der Leuchtorgane recht genau unterrichtet. Nur müssen wir natürlich auch hier seine

Angaben umdeuten und hier und da Lücken in seiner Darstellung überbrücken, die für ihn, der die Leuchtpilze für Zellprodukte hielt, nicht bestanden. Dies soll im folgenden geschehen und dabei jedesmal Julins nicht mehr haltbare Auffassung nebenbei Platz finden. Das eine oder andere Bruchstück des merkwürdigen Geschehens wurde übrigens auch schon von älteren Forschern mitgeteilt.

Wir müssen bei den Pyrosomen zwei Fortpflanzungsweisen unterscheiden; durch die geschlechtliche entsteht aus dem Ei, das sich in jedem Tier nur in der Einzahl entwickelt, zunächst ein rückgebildetes Individuum, das sog. Cyathozoid, das keinen Darm, keine Kiemen, keine Muskeln besitzt und an dem nun durch Knospung, also auf ungeschlechtlichem Wege, zunächst vier weitere Individuen sprossen, die völlig entwickelt sind und als die Primärascidiozoide bezeichnet werden. In diesem Zustand verlassen die jungen, nur mangelhaft bewegungsfähigen Kolonien die mütterliche Bruthöhle und sinken in die Tiefe. Sie sind es nun, die der ganzen Röhre durch weitere ungeschlechtliche Fortpflanzung den Ursprung geben, daneben aber wieder Ei- und Samenzellen produzieren. Diese ungeschlechtliche Vermehrung geht an jedem Ascidiozoid durch Stolonenbildung vor sich, die eine ganze Kette verschieden alter Individuen liefert, welche sich der Reihe nach lösen und in gesetzmäßiger Weise zwischen die älteren Nachbarn eingeschaltet werden. Wir müssen also der Reihe nach die Übertragung der mütterlichen Leuchtpilze von den Leuchtorganen des Elterntieres in das rudimentäre Cyathozoid, das noch keine typischen Leuchtorgane aufweist, dann von hier in die vier Primärascidiozoide, die bereits paarige Leuchtplatten besitzen, und endlich bei der gewöhnlichen Stolonenbildung in der älteren Kolonie verfolgen.

b) Übertragung der Symbionten in das Cyathozoid

Zur Übertragung der Leuchtpilze in das Cyathozoid werden die den Tunikaten eigenen Testazellen benützt. Hierunter sind Follikelzellen zu verstehen, die sich von den typischen Geschwisterzellen sondern und engere Beziehungen zur wachsenden Eizelle, unter Umständen auch dem Embryo eingehen. Auch bei den Pyrosomen stellt der Follikel zu Beginn der Wachstumsperiode des Eies ein einfaches Epithel aus polygonalen, abgeplatteten Zellen mit häufigen Mitosen dar. Der Leib einzelner solcher Zellen verdickt sich alsbald und springt gegen das Ei vor. Gleichzeitig färbt sich der Kern chromatischer und im Plasma tritt ein einzelner oder

einige wenige der Pilze auf (nach Julin entstehen Chromidien; wie, konnte er allerdings nicht feststellen). Solche infizierte Zellen wachsen heran, wobei der Kern an die Wand rückt, und machen sich allmählich vom übrigen Follikel unabhängig, indem sie sich in die Oberfläche des Eies einsenken (Fig. 98*b*). Diese Sonderung der Testazellen ist nie von Mitosen begleitet, auch vermehren sie sich in der Folge nicht durch solche.[1] Die Symbionten in ihnen aber pflanzen sich reichlich fort, so daß diese Zellen bald ganz denen aus dem Leuchtorgan gleichen. Daß aber nicht etwa solche sich aus dem Verbande lösen und durch den Follikel drängen, wie ich es ähnlich bei den Aleurodiden gefunden habe, geht aus der Art der Testazellenbildung und insbesondere daraus hervor, daß nach Julins Angaben vereinzelte Pilze im Follikel auftauchen. Hinsichtlich der Art, wie diese aus dem Leuchtorgan austreten und den Weg zum Follikel finden, sind wir auf Vermutungen angewiesen. Vielleicht ergänzen hier Angaben Seeligers. Er nimmt einen raschen Zellverbrauch in den Leuchtorganen an. Die Zellzahl differiert nach seinen Beobachtungen nicht nur zwischen den einzelnen Individuen beträchtlich, sondern scheint ihm auch an ein und demselben Tier zu verschiedenen Zeiten Schwankungen unterworfen. „Zwischen scharf abgegrenzten, lebensfähigen Zellen findet man häufig solche, die in Degeneration eingetreten sind. Diese Zellen sind meist besonders groß; ihr Inhalt gruppiert sich zu mehreren Ballen, die anfänglich noch fest verbunden erscheinen, später aber sich ablösen, so daß die Zelle in mehrere Stücke zerfällt“. Seeliger denkt, daß diese Ballen wohl vom Blutstrom fortgetragen und resorbiert werden. Wenn ein solcher Vorgang tatsächlich abläuft, so wäre damit aufgeklärt, wie die Pilze an den Follikel gelangen, in dem sie vereinzelt auftauchen. Auch bei den Insekten, so den Cocciden, ist es vorgekommen, daß Mycetocyten zur Zeit der Geschlechtsreife sich auflösen und so die infizierenden Stadien der Pilze frei werden.

Es darf aber nicht verschwiegen werden, daß Julin solche Degenerationsprozesse bestimmt in Abrede stellt. Er hat nie so etwas bemerkt und meint, daß nur schlecht fixiertes Material Anlaß zu solchen Angaben sein konnte; dem steht gegenüber, daß sie auf einen hervorragenden Kenner der Tunikaten zurückgehen, und daß ähnliche Vorgänge durch unsere Auffassung vom Pyrosomenleuchten

1) Schon Kowalevsky hat die gröberen Vorgänge bei der Sonderung der beiden Zellsorten richtig erkannt.

sehr wahrscheinlich werden. Seeliger vermutet, daß ein Wachstum der Leuchtorgane und ein ständiger Ersatz für zugrundegegangene Zellen dadurch ermöglicht wird, daß Blutzellen, die diese ja ständig bespülen, sich anlegen können und zu Leuchtzellen werden. Solche junge Leuchtzellen sind dann Elementen des Blutes sehr ähnlich. Mitosen sind in den Organen bisher nicht gesehen worden. Ist diese Annahme Seeligers richtig, so würde das besagen, daß solche angegliederte Wanderzellen wohl von den benachbarten zerfallenden Zellen aus mit Pilzen versorgt werden.

Am Ende der Wachstumsperiode des Eies liegen die ausnahmslos infizierten Testazellen nicht etwa in die oberflächlichen Regionen desselben eingesenkt, wie bei den Ascidien, sondern frei zwischen Follikel und Ei; sie sind noch ziemlich spärlich, vornehmlich am oberen Pol des deutlich telolecithalen Eies versammelt, wo sich von Anfang an mehr Follikelzellen in Testazellen umgewandelt haben. Die Infektion von Follikelzellen dauert aber, Ort und Intensität in gesetzmäßiger Weise ändernd, noch tief in die Zeit der Embryonalentwicklung hinein fort. Während der ersten Hälfte der Eifurchung, die dem für Tunikaten ungewöhnlichen Eibau entsprechend hier allein eine diskoidale ist, läßt sich auch weiterhin eine besondere, an Umfang der Keimscheibe entsprechende, kappenförmige Bildungszone abgrenzen, die vornehmlich Testazellen abgibt. Während der Furchungsteilungen geraten jene freien Zellen nun in die Einschnürungen, die sich bei der Plasmazerklüftung bilden und werden in diese Buchten eingeschlossen. Schon bei der ersten Teilung beginnt dieser Prozeß, der weiterhin ständig andauert, und im Laufe der Furchung geraten die Zellen immer mehr in die Tiefe zwischen die kleiner und zahlreicher werdenden Blastomeren (Fig. 100 *a*, *b*). Erst der angrenzende ungefurchte Teil des Dotters bietet dieser Ausbreitung Halt. Ein derartiges Eintreten somatischer Elemente in den Embryo wurde schon von Salensky (1892) und Korotneff (1905) festgestellt, beide nehmen im Gegensatz zu Julin eine aktive amöboide Beweglichkeit derselben an; letzterer findet sie stets rundlich, bestreitet ihre Fähigkeit zu kriechen und stellt sich vor, daß ihre Aufnahme und weitere Einbeziehung eine völlig passive, durch die Teilungen bedingte ist. So würde sich auch erklären, daß sie den Dotter meiden, in den amöboide Zellen wohl einkriechen würden. Auf frühen Stadien bilden die Testazellen regelrechte Ketten zwischen den Blastomeren, später verteilen sie sich in zunehmendem Grade. Am Ende der Furchung finden sich keine mehr zwischen

Ei und Follikel, wohl aber zählt man im Embryo etwa 40—50 Mycetocyten, von denen ein großer Teil eine ringförmige, dem größten Durchmesser der Keimscheibe entsprechende Zone bevorzugt. Diese stammen aber nicht alle von solchen, die die Keimscheibe durchwanderten, sondern sind zum Teil schon von einem



Fig. 100.
Infektion des sich furchenden Pyrosomeneies:
a) Zweizellenstadium, *b*) späteres Furchungsstadium.
Nach Julin.

neuen in Tätigkeit tretenden Bildungsherd im Follikel erzeugt worden, der eine entsprechende Lage einnimmt und in der Folge noch eine größere Rolle spielen soll.

Das Gastrulastadium wird dadurch eingeleitet, daß die Keimscheibe sich ausdehnt, abflacht und das Dottersyncytium, das nun dem Entoderm entspricht, epibolisch zu umgreifen sucht. Dabei wird sie, vorher etwa 10 Zellen an der dicksten Stelle im Durchmesser betragend, auf zwei Zellschichten reduziert, die noch ein schmälerer, nur einschichtiger Saum umzieht. Die Leuchtzellen aber werden hierbei aus der Keimscheibe verdrängt, wie dies zum Teil schon während der Furchung der Fall war, nach Julins Auf-

fassung zweifellos wieder passiv, infolge der Umlagerungen der Zellen der Keimscheibe und der aktiven Bewegung der darunter liegenden Dotterzellen, und nur vereinzelte finden sich am Ende der Gastrulation noch in dem einschichtigen Randteil, die übrigen gesellen sich zu der schon vorher, wenn auch in schwächerem Maße ausgeprägten Ringzone. Im Laufe der nächsten Entwicklungsvorgänge wird noch jener Rest dorthin verlagert, so daß dann nur noch eine kleine Anzahl im übrigen Entodermbereich zerstreuter Zellen übrigbleibt. Genau genommen handelt es sich eher um eine hufeisenförmige Anordnung, bei der die Hauptansammlung der ventralen Blastoporuslippe entspricht, was dadurch bedingt ist, daß hier der Follikel wieder besonders viele Testazellen abgibt und in der Folge noch abgeben wird.

Wir unterlassen es, auf die Bildung der Organe des Cyathozoids näher einzugehen, da während der Entstehung des Nervensystems, des Perikardialorganes, der Peribranchialräume und der Einstülpung der Kloake an den leuchtenden Zellen sich nichts Wesentliches ändert; sie nehmen dabei weiterhin eine äquatoriale Zone ein, nur steigen sie mehr zur Oberfläche des Dotters auf.

c) Entstehung der Leuchtorgane in den vier Primärascidiozoiden

Dem kurzlebigen Cyathozoid fehlen also typische, konzentrierte Leuchtorgane noch, das Leuchtmaterial für die nun an ihm knospenden vier Primärascidiozoide aber ist in ihm bereits vorhanden. Ihre Bildung wird dadurch eingeleitet, daß sich jetzt an der Ventralseite ein Stolo als ein nach dem Oozoid hin offener, am freien, nach vorne wachsenden Ende geschlossener Zapfen ausstülpt. Der Testazellring wird hier unterbrochen und der Follikel hört hier auf, weitere Testazellen abzugeben, während er sie seitlich davon in gesteigertem Maße bildet, ja jetzt hier erst der Höhepunkt seiner Tätigkeit erreicht wird, durch die schließlich die Gesamtzahl der Zellen auf etwa 400 steigt. Bedenkt man, daß Seeliger die Zellen eines Leuchtorganes auf höchstens einige hundert schätzt, so bedeutet das, auch wenn man annehmen muß, daß die Pilze sich in den Testazellen lebhaft vermehren, eine wesentliche Einbuße für diese und Schwankungen in der Zellzahl, wie sie Seeliger feststellte, können dadurch sehr gut möglich werden, zumal ja auch das für die ungeschlechtliche Fortpflanzung ständig nötige Pilzmaterial in Rechnung zu setzen ist.

In den Stolo setzen sich nun wichtige Organe des Cyathozoids fort. Sein Ektoderm zieht sich über ihn hin, der Darm, die Peribranchialräume und das Perikardialrohr wachsen in ihn hinein; nur das Nervensystem und der Kloakensipho der Viererkolonie entsteht unabhängig von dem des Oozoids, was darauf zurückzuführen ist, daß diese Organe an der Dorsalseite des Muttertieres liegen, die an der Bildung des ventral entstehenden Stolos keinen Anteil nimmt (Fig. 101).

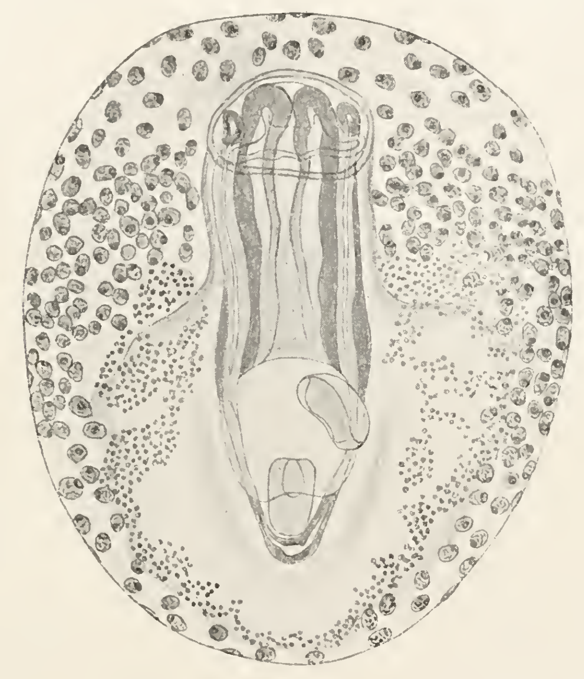


Fig. 101. Oozoid von Pyrosoma, den die vier Primärascidiozoide bildenden Stolo treibend; die zahlreichen Leuchtpilze führenden Testazellen. Nach Julin.

Anfangs gerade, legt sich der Stolo etwas später spiralig um das Oozoid und wird in die vier Anlagen der ersten Ascidiozoide eingeschnürt. Wenn diese 6 bis 8 Paar quere Kiemspalten besitzen, beginnen die Testazellen in Zirkulation zu treten und die Leuchtorgane aufzubauen.

Wir haben uns bisher mit unserer Umdeutung eng an die von Julin gegebene Darstellung der Entwicklung der Leuchtorgane gehalten, die, wie man sieht, darin gipfelt, daß diese unmittelbar von den Testazellen, also von somatischem, nicht embryonalem Gewebe aufgebaut werden. Aus zwei ganz heterogenen Bestandteilen wäre

nach ihm ein jedes Pyrosomenindividuum aufgebaut und in die geschlechtliche Entwicklung wäre gewissermaßen eine partielle ungeschlechtliche eingesprengt, ein Vorgang, der sonst nirgends in der Natur verwirklicht ist, dessen Ungewöhnlichkeit aber Julin merkwürdigerweise gar nicht betont, geschweige denn zu erklären sucht. Die Erkenntnis der wahren Natur der Einschlüsse der Testazellen klärt aber mit einem Male den Sachverhalt zwanglos auf. Die Testazellen stellen die Transportmittel für die Symbionten dar und dringen als solche in den Embryo ein, wie uns dies ja ganz ähnlich schon einmal bei den Aleurodiden begegnet ist, wo Zellen des Mycetoms selbst in das Ei eindrangen und lange Zeit unversehrt die Entwicklung mitmachten. Auch der Umstand, daß nicht die Eizelle, sondern erst der Embryo und dieser sogar während einer ziemlich langen Dauer infiziert wird, ist uns nichts Neues: ich verweise auf die Verhältnisse, die sich am vivipaar erzeugten Blattlausembryo abspielen. Bei den Pyrosomen treffen wir also gewissermaßen das Ungewöhnliche der Übertragungsweise bei Aleurodiden und Aphiden kombiniert wieder!

Wie aber bei Aleurodes doch schließlich ein Zeitpunkt kam, an dem die somatischen Zellen der Mutter, in den kindlichen Organismus verpflanzt, zugrunde gingen und ihren wertvollen Inhalt jugendfrischen Zellen übermittelten, so müssen wir es wohl auch bei den Pyrosomen zunächst als das Wahrscheinlichste annehmen. Wann aber zerfallen dann die Testazellen und nehmen mesodermale Elemente des Embryos die Leuchtsymbionten auf? Julin versichert, daß nirgends eine Degeneration der Testazellen während der Entwicklung zu beobachten sei, aber es liegen auch hier wieder Angaben älterer Autoren vor, die diese Lücke vielleicht doch ausfüllen. Schwierigkeiten macht hier nur, daß sie sich hinsichtlich des Zeitpunktes widersprechen.

Korotneff (1905), der auch schon das Eindringen der Testazellen zwischen die Blastomeren verfolgen konnte, und den diskoidalen Furchungstypus genau beschrieben hatte, teilt mit, daß sie, wenn sie in der mehrschichtigen Keimscheibe liegen, eine regressive Metamorphose durchmachen. „Ihr Protoplasma ist zerbröckelt, der Kern fast nur noch in den Elementen vorhanden, die ganz oberflächlich liegen“. Die tiefer aufgenommenen haben entweder keinen Kern mehr oder nur noch stark färbbare Reste eines solchen. Es sieht so aus, wie wenn die Testazellen platzen würden und der Inhalt von einer oder mehreren benachbarten

Blastomeren aufgenommen würde. Das wäre also gerade der Prozeß, den wir suchen, aber Julin kann sich solche Angaben nur durch schlechte Fixierung erklären. Auch Korotneff beobachtete schon, daß auch auf späteren Stadien noch Testazellen übertreten, wenn die alten nach seiner Ansicht schon resorbiert sind, um so, wie er meint, Nährmaterial zu liefern.

Salensky (1892) aber läßt erst am Ende der Embryonalentwicklung die Zellen der Leuchtorgane sich in eine feingranulierte Masse auflösen, in der die Kerne unregelmäßig zerstreut sind. Auch hier hat Julin den Einwurf ungenügender Fixierung zur Hand.

An dieser Stelle sind also noch neue Untersuchungen nötig, um den Sachverhalt zu klären. Denkbar bliebe es ja immerhin noch, daß die Leuchtorgane der vier ersten Ascidiozoide wirklich aus Testazellen bestünden und keine Degeneration statthat. Denn in ihnen ist nur ein relativ unwichtiger Teil des Gesamtstockes zu sehen, dessen übrige Leuchtorgane sich höchstwahrscheinlich nicht direkt aus losgelösten Leuchtzellen jener aufbauen. Müssen wir ja doch auch das Cyathozoid als selbständiges Individuum auffassen, das zeit seines, wenn auch kurzen Lebens fremde Somazellen umschließt. Die letzte Ursache einer Nichtdegeneration der Testazellen wäre dann in der hohen Entfaltung kolonialer Einheit zu suchen, der gegenüber eine so geringe Zahl von Einzelindividuen völlig unwesentlich wird.

Daß die Testazellen während der Infektion und vor der Vereinigung zu Leuchtorganen auch schon tatsächlich der Sitz des Leuchtvermögens sind, konnte Julin durch direkte Beobachtung erhärten. Die der lebenden Kolonie entnommenen Entwicklungsstadien zeigen, durch Seewasser mit Ammoniakzusatz gereizt, unter dem binokularen Mikroskop jeweils spezifische Leuchtbilder, sei es, daß sie kleine Leuchtplatten tragen, oder einen Gürtel von Lichtpunkten usf. Nachträglich fixiert und gefärbt, ergaben die Objekte jedesmal eine entsprechende Verteilung der Testazellen. Auch leuchtende Ovarialeier ließen sich in dünnen aus der lebenden Kolonie herausgeschnittenen Scheiben erkennen. Daß die vier Primärascidiozoide Licht ausstrahlen, hatte schon Panceri gesehen.

d) Übertragung der Symbionten bei der stolonialen Fortpflanzung der Ascidiozoide

Daß die an den Stolonen der gewöhnlichen Individuen einer Kolonie sich abschnürenden Tiere Leuchtorgane besitzen, sobald

die erste Anlage der Kiemenspalten vorhanden ist, konnte bereits Panceri feststellen. Über die Einzelheiten ihrer Entwicklung wissen wir aber recht wenig. Nach Untersuchungen Neumanns setzen sich in den Stolo die entsprechenden mütterlichen Organe (Kiemendarm, Peribranchialtaschen, Perikard, Nervensystem und Geschlechtsanlage) in Form abgeschnürter Stränge unmittelbar fort, so daß es in ihm ein undifferenziertes Gewebe überhaupt nicht gibt. Auch die frühzeitig in den Lücken zwischen diesen Organanlagen auftretenden Mesenchymzellen stammen sehr wahrscheinlich direkt von solchen eingewanderten Elementen. Der Reihe nach beobachtet man unter ihnen nach Neumann zuerst solche, aus denen das blutbildende Organ und der Eläoblast sich entwickeln, später solche, die die Schließmuskeln des Ösophagus und der Kloake bilden und endlich im peripharyngealen Blutsinus die der Leuchtorgane. Offen bleibt aber noch, was uns hier vor allem interessieren würde, ob es sich hierbei um Leuchtzellen handelt, die sich vom mütterlichen Leuchtorgan gelöst haben oder, was mir wahrscheinlicher dünkt, ein Zuzug freier Pilze zu dem und in den Stolo hinein statthat, die dann an Ort und Stelle Mesenchymzellen neu infizieren, wie sie an anderen Follikelzellen infizierten.

Bevor wir die morphologische und entwicklungsgeschichtliche Betrachtung der Leuchtorgane abschließen, müssen wir uns noch mit der Frage befassen, ob das Leuchtvermögen tatsächlich auf die eigentlichen Organe, die Ovarialeier und die Embryonen beschränkt ist. Nach den Vorstellungen, die wir oben entwickelt haben, müssen sich die leuchtenden Organismen zeitweise auch in anderen Regionen der Tiere mehr oder weniger zahlreich finden und es ist wohl denkbar, daß auch von ihnen ein, wenn auch schwächeres, aber doch bemerkbares Leuchten ausgeht. Es sprechen aber die älteren Beobachter auch sonst von Lichtquellen, die sich nicht gut mit denen der Organe oder der Embryonen decken können. Peron nennt kleine, längliche und schmale Drüsen im Innern der Kolonie, die man mit Neumann eigentlich nur als Hoden deuten kann, in ähnlicher Weise scheinen sich auch Meyens Angaben auf diese Organe zu beziehen. Inwieweit auch sonst Teile der Eingeweide leuchten, ist nicht klar zu erkennen. Neumann kommt jedenfalls auf Grund literarischer Studien dazu, neben den Leuchtorganen auch den Eingeweiden in mehr oder weniger weitem Maße, vornehmlich den Hoden, Leuchtfähigkeit zuzusprechen. Auch hier hat neue exakte Prüfung einzusetzen, die auch der Möglickkeit Rechnung trägt, daß

ein Leuchten des Eingeweideknäuels immer noch auf gefressene, leuchtende Planktonten zurückzuführen sein kann und daß im Zusammenhang mit Infektionsvorgängen auch Ansammlungen freier Pilze an verschiedenen Stellen des Tieres vorkommen können.

e) Physiologie des Pyrosomenleuchtens

Schon aus den älteren Berichten geht hervor, daß die Pyrosomen nicht kontinuierlich leuchten, sondern nur auf besondere Reize hin aufflammen und nach einiger Zeit wieder dunkel werden (Meyen, Bennet). Unter natürlichen Bedingungen sind es fast ausschließlich mechanische Reize, die hierbei als auslösende Reize in Frage kommen. Wie die meisten anderen leuchtenden Planktonten, erstrahlen die Feuerwalzen, wenn sie mit dem Ruder in Berührung kommen, im Kielwasser des Schiffes herumgewirbelt werden oder in den Maschen des Netzes hängen. Und aus den Schilderungen der Reisenden kann man mehrfach entnehmen, daß es stürmische See war, die die Tiere zu ganzen Bänken zusammengetrieben hat und besonders prächtiges Pyrosomenleuchten verursachte. Es genügt, eine Kolonie an einem Ende leise zu berühren, um die Erscheinung hervorzurufen.[1] Hat man die Tiere im Experiment öfters nacheinander gereizt, oder sie an einem stürmischen Tag gefangen, der sie bereits zu langem Leuchten gezwungen hatte, so hört das Vermögen allmählich ganz auf. Von solchen Tieren sagt Panceri, daß man sie auf den Boden werfen muß, um wenigstens ein spärliches Leuchten zu erhalten. Längere Ruhepausen aber lassen eine solche Ermüdung wieder schwinden.

Reizt man nur einen kleinen Punkt der Kolonie, so kann man beobachten, daß sich im Umkreis um diesen Leuchtorgane sukzessive entzünden (Meyen); an einem Ende berührt, dauert es bei einem mittleren Exemplar nach Panceri 6—10 Sekunden, ehe der Lichtstrom bis zum anderen Ende gelangt.

Polimanti, der allein nach Panceri die Physiologie des Pyrosomenlichtes genauer untersuchte, hat die Art der Reizleitung genauer geprüft und findet folgende Möglichkeiten: Reizt man die Kolonie an einem Pole mechanisch, so leuchtet sie entweder 1. zuerst am berührten und sogleich auch am entgegengesetzten Ende und hierauf erst in den dazwischen liegenden Regionen oder 2. breitet

1) Panceri machte den originellen Versuch, ein Stück einer Kolonie zu zerkauen, worauf der Mund über und über nicht diffus, sondern in kleinsten Pünktchen leuchtend wurde.

sich das Licht — und das ist viel häufiger der Fall — lawinenartig von der gereizten Stelle auf die entfernteren aus, oder 3. es kann hier und da längs der Kolonie, vor allem an der Oberfläche auftreten und dann erst die Röhre im ganzen leuchten. — Reizt man aber in der Mitte, so breitet sich das Licht entweder von hier nach den beiden Seiten aus oder es leuchtet die Kolonie zuerst an den beiden Polen oder an verschiedenen Stellen auf.

Allemal leuchtet zuerst nur die Oberfläche und dann erst die Tiefe und auf schwache Reize leuchtet überhaupt nur die erstere (Polimanti). Unter Umständen scheinen sich die Reize der Nachbarschaft nur recht langsam mitzuteilen, denn ein englischer Zoologe erzählt, wie er seinen Namen auf eine große Kolonie in feurigen Lettern schreiben konnte.

Auch chemische, elektrische, Temperatur- und Lichtreize wurden von Panceri und Polimanti geprüft. Dabei hat sich gezeigt, daß Alkohol und Äther stimulierend auf die Leuchtorgane wirken; das Leuchten dauert nach Panceris Versuchen 15 bis 25 Minuten und endet mit dem Tode des Tieres. Das durch Alkohol erzeugte Licht scheint schwächer zu sein; wenn der Alkohol das Leuchtorgan selbst berührt, erlischt es sofort, wie überhaupt alle die lebendige Substanz schädigenden Stoffe das Licht vernichten. Hervorragend geeignet, ein intensives Leuchten hervorzurufen, sind Süßwasser- und Ammoniakeinwirkung (Panceri). Auch Julin bediente sich dieses letzteren Mittels. Einem Liter Seewasser wurden einige Tropfen Ammoniak zugefügt. Einige Augenblicke nach der Übertragung begann das Leuchten, wobei zunächst nicht alle Einzeltiere gleichzeitig reagierten, schließlich aber die Kolonie in ihrer ganzen Ausdehnung erstrahlte. Nach Verlauf einiger Minuten erkannte man dann auch in der Tiefe einen leichten Schimmer, der den nun auch leuchtenden Embryonen entstammte; die Erscheinung dauerte 2 bis 3 Stunden an.

Über die Süßwasserwirkung sagt Panceri, daß hierin nach wenigen Minuten das Leuchten beginnt und ebenfalls 2 bis 3 Stunden, oft auch länger, bis zu 8 Stunden anhält. Hierbei intermittieren die einzelnen Organe, leuchten auf und erlöschen wieder, so daß das Ganze flimmert.

Kohlensäurevergiftung macht die Tiere nach etwa 15 Sekunden völlig unempfindlich gegen jeden Reiz (Polimanti).

Panceri prüfte auch den Effekt elektrischer Reize, aber die Elektroden wirkten bei ihm nur als mechanische Reize; Polimanti

ist dagegen mit Induktionsströmen zu positiven Ergebnissen gekommen. Es entsteht zunächst auch hier entweder Leuchten um die erregte Stelle und allmähliches Ausbreiten oder es bleibt die gereizte Stelle dunkel und die beiden Pole oder andere entfernte Punkte strahlen auf. Wie bei anderen Reizen nimmt auch hier die Erregbarkeit von Tag zu Tag ab und alle 24 Stunden ist etwa die doppelte Stromstärke nötig.

Was den Einfluß hoher und niederer Temperaturen anlangt, so findet Polimanti das Optimum bei 10—15° C, von etwa 20° an wird der Reflex träger und hört schließlich auf. In der Kälte (0° und 4°) konnte Panceri keine Abweichung gegenüber der Zimmertemperatur von 11° C finden.

Endlich sind, wie gesagt, Lichtreize näher studiert worden. Panceri gibt hierzu nur an, daß die Einwirkung des Tageslichtes oder des direkten Sonnenlichtes keine Herabsetzung des Lichtvermögens herbeiführt. 1905 spricht Uexküll über Leuchten, das durch Lichtreize hervorgerufen wird und erwähnt die originelle Möglichkeit, daß hierdurch gewissermaßen sich ein Individuum am Lichte des benachbarten entzündet. Hiervon kann jedoch nach Polimantis eingehenden Versuchen keine Rede sein, auch der Lichteffekt einer ganzen leuchtenden Kolonie ist noch zu schwach, um eine andere im Gefäß befindliche zum Leuchten zu veranlassen. Dagegen erzielte er mit ein 32-Kerzenlampe fast stets ein Leuchten der ganzen Kolonie. Die Reaktionsweise war wieder so verschieden, wie wir sie schon auf chemische und elektrische Reize hin gesehen haben, entweder an vereinzelten isolierten Punkten oder von der Reizstelle unabhängig an den Polen beginnend oder gleichzeitig an der ganzen Oberfläche auftretend. Dabei breitet der Reiz sich von der dem Lichte zugewandten Seite nach der Tiefe zu aus (Embryonen!), hierauf leuchten die tieferen Regionen der gegenüberliegenden Seite und dann die abgewandte Oberfläche. Unter Umständen ist der Lichtreiz erst von Erfolg, wenn man vorher mehr oder weniger stark mechanisch gereizt hatte; er verlangt viel frischere Tiere als mechanische und elektrische Reize, die unter Umständen auch noch an sich auflösenden Tieren angewendet zu einem Erfolg führen können.

Damit kommen wir zu dem Verhalten absterbender Tiere. Die Pyrosomen haben in der Gefangenschaft, wenn man sie auch unter noch so guten Bedingungen hält, nur eine Lebensdauer von einigen Tagen, und die ersten Anzeichen des Absterbens stellen sich meist schon sehr rasch ein. Solche Tiere sind daran zu er-

kennen, daß das Pigment, das am Darmtraktus, vornehmlich im Ösophagus angehäuft ist, diffundiert, und sie hiervon gelbrötlich gefärbt werden. Panceri meinte, daß absterbende Kolonien nicht mehr zu leuchten vermögen, die Erfahrungen seiner Nachfolger aber widersprechen ihm. Julin beobachtete, daß solche sich bereits verfärbende Kolonien (24 Stunden in Gefangenschaft) noch zum Leuchten zu bringen sind und mehrere Stunden dabei verharren; auch Seeliger hält daran fest, daß in Zersetzung begriffene Kolonien leuchten können, und Polimanti gibt genaue Daten hierzu; aus ihnen geht merkwürdigerweise hervor, daß Tiere in schlechter Verfassung auf gleichstarke Reize hin immer länger und schließlich permanent leuchten. Von einem Versuch (Nr. 1) berichtet er, daß die betreffende Kolonie auf Lichtreize anfangs prompt reagierte, um nach 5—10″ wieder zu erlöschen, 24^h später aber durch keinerlei Anstoß, auch nicht mechanischer Art, mehr dazu zu bewegen war, dagegen konstant in sehr schwachem Lichte strahlte. Am folgenden Tage begann sie zu zerfallen. Im Versuch Nr. 3 leuchtete abermals eine Kolonie in schlechtem Zustand konstant, wenn auch schwach, ohne daß eine Steigerung irgendwie herbeizuführen gewesen wäre. Besonders instruktiv ist der 6. Versuch, der deutlich zeigt, wie dem Wohlbefinden der Kolonie kurze Leuchtdauer, schlechter Verfassung lange Leuchtdauer entspricht:

Am 19. Dez. 1907 5^h 30′ nachm.	6″	Leuchtdauer bei gleicher mechanischer Reizung.
Am 20. Dez. 1907 3^h 30′ nachm.	15—20″	
Am 21. Dez. 1907 5^h 30′ nachm.	30″	

An diesem letzten Tag ist die Kolonie schon stark in Auflösung, riecht bereits übel und von ihr getrennte Teile leuchten wiederum, wenn sie gereizt werden, permanent, die Reaktion braucht aber sehr lange. Tags darauf ist alles schon zerfallen und mit keinem Mittel mehr leuchtend zu machen. Es gilt also der Satz, je geringer die Erregbarkeit, desto länger die Latenzzeit und die Leuchtdauer. Aber die Verhältnisse sind offenbar recht schwankende, denn manchmal leuchten Tiere in schlechtem Zustand auch nicht kontinuierlich und sind nur durch sehr starke Reize zu schwachem Leuchten zu veranlassen.

Panceri hat noch Kolonien in Stückchen zerhackt, dabei leuchtete die Masse hell auf (wie bei dem Zerkauen), erlosch aber dann völlig; hierauf Süßwasser zugesetzt, leuchtete sie für einige Zeit heller denn vorher; auch behielt sie das Vermögen noch bei, denn andere Portionen, die eine oder zwei Stunden später so be-

handelt wurden, leuchteten auch noch.[1] Endlich ließ er einige Tropfen davon auf Glas eintrocknen, auch diese vermochten am anderen Tag mit Seewasser benetzt und gerieben noch etwas zu leuchten, und taten dies noch besser, als wenn man an Stelle des Seewassers Süßwasser hierzu nahm.

Ob es ein willkürliches Aufleuchten bei den Pyrosomen gibt, ist sehr schwer zu entscheiden, denn die leisesten Anstöße genügen ja, die Lichterzeugung herbeizurufen. Polimanti tritt hierfür ein; es soll entweder mehr hier und da an der Oberfläche einsetzen oder die ganze Kolonie ergreifen. Es dauert 1—3″ an, dann werden die Tiere wieder dunkel. Auch Neumann neigt zu dieser Annahme auf Grund von Angaben Perons und vor allem Vogts, der über das Leuchten nichtgereizter Pyrosomen schreibt: „Bei den Pyrosomen beginnt das helle, weingelbe Licht einförmig an dem einen Ende und schreitet mit leise zitternder Wellenbewegung nach dem anderen Ende hin vorwärts, stets mehr und mehr an Intensität zunehmend, bis der ganze Zapfen gleich einem weißglühenden Stück Eisen in lichter Lohe zu flammen scheint. In gleicher Weise schreitet dann diese helle Beleuchtung zurück, bis sie allmählich in vollständiges Dunkel erlischt. Nach einigen Minuten neuer Brand, neues Auflodern, dem allmähliches Verlöschen folgt.“ „Vielleicht mag die Erscheinung von dem Willen der einzelnen Tierchen abhängig sein.“

Über die gröberen physiologischen Bedingungen des Pyrosomenleuchtens sind wir also recht gut unterrichtet, viel besser als bei den meisten anderen leuchtenden Tieren. Die beobachteten Tatsachen richtig zu deuten, ist jedoch noch nicht restlos möglich. Aus einer ganzen Reihe solcher geht zunächst hervor, daß Reize in der Kolonie weitergeleitet werden und Leuchtorgane an ursprünglich nicht erregten Stellen zum Aufflammen bringen können. Panceri hat sich, nachdem er vergebens nach einer Innervierung der Organe von dem benachbarten Ganglion aus gesucht hatte, zuerst die Frage vorgelegt, welche anatomischen Grundlagen eine solche Reizleitung besitzen könnte, und entdeckte auf der Suche nach die Individuen verbindenden Strukturen ein „koloniales Muskelsystem“, von dem

---

1) Auch Meyen teilt mit, daß, wenn man eine frische Kolonie mitten durchbricht, in einer Zeit von 2—3 Sekunden alles Leuchten aufhört. Bricht man nur das geschlossene Ende der Röhre ab, so schwindet das Licht im kleineren Stück sofort, im größeren nimmt das Licht, von der Bruchfläche anfangend, schnell nach der Kloakenöffnung zu ab.

er annimmt, daß dessen vermutlich vorhandene Nerven hierbei eine Rolle spielen. In der Folge wurde dieses noch genauer untersucht, ohne daß bis jetzt eine völlige Klärung gelungen wäre. Wir erwähnten schon früher die Kloakenmuskeln, die bei jedem Individuum als gerade Stränge zu beiden Seiten der Kloake ziehen (vgl. Fig. 97). Von ihren beiden Enden gehen, allerdings durch ein hier gerade besonders verdicktes Epithel geschieden, jeweils 2—3 Faserzüge durch den Mantel zu den Kloakenmuskeln der rundum benachbarten Individuen. Panceri und Joliet hielten diese Mantelfaserzüge auch für Muskeln, Lahille verneint es, Seeliger bezweifelt es, hält sie jedoch für dehnbar und elastisch. Neumann aber meint neuerdings, daß sie sehr wohl kontraktil sein könnten. Alle neueren Autoren sind sich aber wohl darin einig, daß Reize durch sie weitergegeben werden können, indem Verkürzung eines Kloakenmuskels durch sie einen Zug an den benachbarten Kloakenmuskeln im Gefolge hat.

Die Vermittlung eines kolonialen nervösen Apparates scheint hierbei gar nicht unmittelbar nötig zu sein; man kann sich sehr wohl vorstellen, daß die auf solche Weise fortschreitende Kontraktion der Tiere zu einer Veränderung in den Bedingungen der Leuchtplatten führt. Wie wir bei der äußeren Beeinflussung des Leuchtens der Käfer nun nicht mehr wie bisher uns mit einer Erregung der tierischen Zelle zufriedengeben konnten, sondern entsprechend dem neuerkannten letzten Sitz der Leuchterscheinung Veränderungen annehmen mußten, die bis an die Symbionten selbst vordringen und diese in Mitleidenschaft ziehen, so auch hier.

Die Reize, auf die die Pyrosomen mit Aufleuchten antworten, sind so verschiedenartige, chemische, mechanische, Lichtreize usw., daß es auf den ersten Blick wohl schwer fallen könnte, diese in eine einheitliche Beeinflussung der Symbionten zu übersetzen. Tatsächlich aber bin ich der Meinung, daß die Auslösung der Lichtproduktion in der überwiegenden Mehrzahl dieser Fälle nach dem gleichen Prinzip vor sich geht wie bei den Leuchtkäfern. Durch die von Tier zu Tier fortschreitende Erregung des kolonialen Muskelsystems werden die einzelnen Individuen gereizt und antworten darauf mit Kontraktionen, die in Gefolge haben, daß einmal der Strom des Atemwassers rasch durch die Kiemen gepreßt und ferner die Leibeshöhlenflüssigkeit im schnelleren, auch die Leuchtplatten bespülenden Umlauf gesetzt wird, letzten Endes also allemal diesen Sauerstoff zuführen. Auf welch minimale Mengen von Sauerstoff hin die Leuchtbakterien

schon aufleuchten, darüber haben uns ja die schon oben mitgeteilten Versuche Beijerincks und Molischs Aufschluß gegeben.

Auch die Beobachtung, daß im Wasser suspendierte Symbionten beim Schütteln aufleuchten, muß durch die gesteigerte Sauerstoffversorgung erklärt werden. Daß sich saprophytische Leuchtbakterien, über deren Natur kein Zweifel besteht, ganz ebenso verhalten, geht aus dem Versuche, den schon Heller anstellte, hervor, wobei man einen leuchtenden Fisch auf einem Reibeisen zu einem Brei zerrieb und diesen noch $^1/_2$—1 Tag stehen ließ. Verteilt man ihn dann in Wasser, so nimmt die Stärke des Lichtes beim Schütteln ebenfalls zu. Während Heller hierfür noch die mechanische Erschütterung als eigentliche Ursache ansehen wollte, besteht für Molisch nur eine Deutung in der besagten Richtung.

Letzten Endes wird auch die Folge des gewaltsamen Zubodenschleuderns einer Kolonie, die nicht mehr leuchten will, und des Zerreibens und Zerbeißens eine plötzliche Sauerstoffzufuhr im Gefolge haben. An eine unmittelbare mechanische Beeinflussung der Leuchtsubstanz hierbei zu denken, muß uns vor allem auch der Umstand abhalten, daß wir über ein Aufleuchten von zweifellosen Leuchtbakterien aus solchen Anlässen nichts wissen und daß in der Mehrzahl der Fälle bei mechanischer Reizung eine Weiterleitung des Lichtes stattfindet. In der Literatur über die Physiologie des tierischen Lichtes spielt allerdings die Auslösung des Leuchtens durch direkte mechanische Erschütterung der Leuchtsubstanz, die dadurch zum Zerfall veranlaßt werden soll, eine gewisse Rolle, und auch Mangold scheint von einer solchen Möglichkeit überzeugt zu sein. Die hierfür angeführten Zerquetschungsversuche der Organe bedürfen aber einer erneuten Prüfung, da es höchst unwahrscheinlich ist, daß eine solche Wirkung sich nur beim tierischen Leuchten offenbaren soll, nicht aber bei dem freilebender Bakterien, von denen meines Wissens nichts Derartiges bekannt ist. In ganz analoger Weise wird man mehr wie bisher auf eine scharfe Trennung direkter und indirekter Wirkung bei Anwendung chemischer Reizstoffe achten müssen, wobei sich dann sicher ergeben wird, daß die erste Möglichkeit nicht in dem Umfang verwirklicht wird, wie es heute scheint.

Eine noch zu lösende Frage bleibt, wie es bei Anwendung der verschiedenen Reize kommt, daß nicht stets die Lichterscheinung sich gleichmäßig von der Reizstelle aus fortpflanzt, sondern oft weite Strecken zunächst überspringt und insbesondere die Pole

hierbei bevorzugt oder sich bei seitlich einfallendem Lichtreiz in ganz bestimmter Weise ausdehnt; diese Erscheinungen müssen sich notwendig durch die Anordnung kontraktiler oder nervöser Elemente eines Tages klären lassen, wenn man den Bau der Kolonien in dieser Hinsicht genauer studieren wird. Schon heute können wir daraus auf besonders geläufige, an zahlreichen Individuen vorbeigehende Reizbahnen schließen.

Ich halte es auch für sehr wahrscheinlich, daß das von Peron und Vogt geschilderte Aufleuchten ungereizter Kolonien im letzten Grund auf eine gesteigerte Atmung und Zirkulation in dem Schwimmbewegungen ausführenden Tierstock zurückzuführen ist. Daß dieser eine, wenn auch geringe Eigenbewegung besitzt, geht aus Perons, Lesueurs, Huxleys und Vogts Darlegungen unzweifelhaft hervor. Man hat sich vorzustellen, daß hierbei Kontraktionen der Einzelkloaken das Wasser in den gemeinsamen Kloakenraum pressen, von wo es durch die Tätigkeit des Sphinkters nach rückwärts herausgedrückt wird. „Der Zapfen öffnet und schließt sich durch Zusammenklappen seiner Mündung und bewegt sich dadurch äußerst langsam und schwerfällig in dem Wasser mit dem spitzen Ende voran", schreibt Vogt. Wie ich nun vermute, daß all die mannigfachen Reize Kontraktionen der Einzeltiere auslösen und diese eine bessere Sauerstoffversorgung der Symbionten bewirken, so dürften auch die Kontraktionen bei den Schwimmbewegungen die Ursache sein für diese Form des Leuchtens, die Neumann als willkürliche deuten möchte und die wir oben geschildert haben. Man muß dann allerdings annehmen, daß das Zusammenziehen der Einzeltiere nicht synchron verläuft, sondern wellenförmig über die Kolonie hinzieht. Und tatsächlich kommt Seeliger (1895) am Ende einer langen Überlegung über den Bewegungsvorgang zu dem Schluß, daß eine von vorne nach hinten zu fortschreitende Kontraktion in den Einzeltieren anzunehmen ist. Ein derartiges mit der Schwimmbewegung zwangsmäßig verknüpftes Leuchten kann man aber nur als von äußeren Reizen unabhängiges, nicht aber als willkürliches bezeichnen.

Daß die Tatsache eines intermittierenden Lichtes unserer Symbiosevorstellung keine Schwierigkeiten bereiten kann, haben wir schon gelegentlich der Coleopteren betont. Während dort, wenigstens in der Regel, neben einem matten konstanten Lichte ein vom Tiere angefachtes kräftiges auftrat, scheint bei den Pyrosomen das erstere normalerweise ganz in Wegfall zu kommen. Die nächstliegende Erklärung wäre es, anzunehmen, daß im ruhigen Tier die zu Gebote

stehende Sauerstoffmenge zu gering ist. Wir werden aber in der Folge noch von Erscheinungen zu reden haben, die es unmöglich machen, damit auszukommen. Wir müssen vielmehr vermuten, daß dem Wirtsorganismus noch andere Mittel, das Leuchten seiner Symbionten zu unterbinden, zur Verfügung stehen. An sich ist eine solche Annahme nicht unwahrscheinlich, denn wir wissen, daß Leuchtbakterien auch recht gut gedeihen können, ohne zu leuchten. Migula schreibt davon, wie solche Beobachtungen sehr gegen die Wünsche des Forschers im Laboratorium nicht selten gemacht werden, und Beijerinck fand, daß häufig die Lichterzeugung nur unter ganz bestimmten Ernährungs- und Temperaturverhältnissen vonstatten geht, obwohl die Bakterien atmen und sich vermehren. Nach Migula kann man durch geringfügige Änderungen in der Zusammensetzung des Substrates das Leuchten hemmen.

Welches die Faktoren sind, die für gewöhnlich die Pyrosomensymbionten nicht leuchten lassen, müssen künftige Untersuchungen lehren. Daß ihnen aber von Haus aus die Fähigkeit aller Leuchtbakterien, konstant zu leuchten, zukommt, das geht ja aus Polimantis interessanten Feststellungen an absterbenden Tieren hervor, die dann schwach, aber immer länger und endlich kontinuierlich leuchten. Daß in solchen, schon übelriechenden Tieren die Sauerstoffmenge, die den Symbionten geboten wird, reichlicher ist, als in gesunden, in Ruhe verharrenden, kann man natürlich nicht annehmen. Gerade diese Tatsachen deuten darauf hin, daß die Unterdrückung des Leuchtens an irgendwelche mit dem Wohlbefinden der Tiere Hand in Hand gehende Faktoren geknüpft ist und daß die Hemmung bei sich auflösenden Tieren wegfällt. Sinngemäß angestellte Versuche an Tieren mit Leuchtsymbiose werden hierauf vielleicht eine Antwort geben können; vor allem verheißt auch das Studium des Verhaltens künstlich isolierter Leuchtbakterien auf verschiedenen Nährböden neue Aufschlüsse in dieser Richtung.

Das relativ rasche Ermüden der Leuchtsymbionten, das die Pyrosomen mit der großen Mehrzahl phosphoreszierender Meerestiere teilen, wird ebenfalls mit diesen spezifischen Bedingungen zusammenhängen, wie sie sich im Körper des Wirtstieres in der Regel zu finden scheinen, nicht aber in der Umgebung der freilebenden Leuchtbakterien. Die gleichmäßige, dem Zerfall entsprechende Bildung der leuchtfähigen Substanz in den Symbionten wird aus unbekannten Gründen unmöglich gemacht und es bedarf hierzu immer wieder einer gewissen Ruhepause. Daß dies nicht

überall so ist, lehren die Beobachtungen Steches, durch die wir mit Küstenfischen bekannt geworden sind, die stets gleichmäßig leuchten.

Schließlich hat uns hier noch die Farbe des Pyrosomenlichtes und seine spektroskopische Prüfung zu interessieren. Erstere wird recht verschieden angegeben; wenn wir von den nicht recht klaren Schilderungen Perons absehen, nach dem die Kolonien der Reihe nach alle möglichen Farben annehmen sollen, so spricht Meyen von grünlichblauem Lichte, Vogt von weingelb, Moseley von feuerfarben; Panceri sah Pyrosoma giganteum stets azzurochiaro, wie auch Huxley seine Tiere im pazifischen Ozean. Polimanti erklärt das Licht für grünlich, will aber merkwürdigerweise beobachtet haben, daß es mit dem Zerfall der Tiere immer rötlicher wird und daß dasselbe geschieht, wenn man die Kolonien in höhere Temperaturen bringt. Es ist sehr zweifelhaft, ob alle diese Angaben nebeneinander zu Recht bestehen können und Neumann daraus schließen darf, daß sich mit wechselnder Intensität des Lichtes auch seine Farbe ändern könne. Die Möglichkeit, daß der eine oder andere Beobachter schon nach kurzem Aufenthalt in der Dunkelkammer seine Wahrnehmungen in noch nicht völlig adaptiertem Zustand gemacht hat, muß jedenfalls im Auge behalten werden, und alles spricht dafür, daß auch das Pyrosomenlicht für gewöhnlich grünlich erscheint, also dem der Leuchtkäfer und des Bacterium phosphoreum gleicht.

Das Spektrum desselben zu studieren, gelang Panceri nicht; jedoch besitzen wir Untersuchungen von Secchi, der fand, daß alle Farben, mit Ausnahme des Violetts, im Spektrum auftreten, das blaue und rote Ende jedoch sehr beschränkt ist.

4. Leuchtsymbiose bei den Cephalopoden

Stellten die Pyrosomen Formen dar, bei denen das Leuchten an höchst einfache Organe gebunden war, so gehören die Cephalopoden umgekehrt zu solchen, die alle ihnen zur Verfügung stehenden Mittel aufbieten, um den Effekt der Symbionten auf das höchste zu steigern. Es ist das Verdienst Pierantonis, uns die Wege zum Verständnis der außergewöhnlichen Lichterscheinungen an den Tintenfischen gebahnt zu haben, die Chun, als er wie kein Zoologe vordem während der deutschen Tiefseeexpedition Gelegenheit hatte, sie am lebenden Tier zu bewundern, den Anstoß gaben, sich ihrer

eingehenden vergleichenden Bearbeitung zu widmen (1910). So reichhaltig aber die anatomischen und histologischen Resultate derselben waren, die zusammen mit den teils vorangehenden, teils nachfolgenden Studien von Joubin (1895, 1903, 1904), Hoyle (1902) und Meyer (1906, 1908) eine Fülle von Einzelheiten zutage förderten, der Schlüssel zum Verständnis ging ihnen allen ab.

Bis jetzt kennen wir Leuchtorgane nur bei dibranchiaten Cephalopoden und unter ihnen wiederum nahezu ausschließlich in der Unterordnung der Dekapoden. In erster Linie sind es hier die Oigopsiden der Tiefsee, die das Interesse auf sich lenkten, während dem Leuchten der Myopsiden vor Pierantoni nur wenig Aufmerksamkeit geschenkt worden war. Die Forschungen des letzteren haben nun aber, wie wir sehen werden, in überraschender Weise auch die Natur eines weiteren, bisher ganz rätselhaften Organes einer Klärung entgegengeführt, indem sie die akzessorischen Nidamentaldrüsen als ein symbiontisches Organ, das enge Beziehungen zu den Leuchtorganen besitzt, erkannten. Solche „Drüsen“ besitzen nur die Myopsiden und die Spiruliden, den Oigopsiden aber fehlen sie mit einer einzigen Ausnahme. Damit werden also alle drei heute noch vertretenen Gruppen der Dekapoden in den Kreis der Symbiontenträger gezogen. Unter den Octopoden besitzt Vampyroteuthis Leuchtorgane, die gleich den Spiruliden einer Untersuchung nach unseren neuen Gesichtspunkten harren.

Wir wenden uns zunächst den Myopsiden zu, die entsprechend ihrem zumeist in geringen Tiefen sich abspielenden Leben hinsichtlich der Entfaltung des Leuchtvermögens noch ursprünglichere, wenn auch keineswegs einfache Verhältnisse bieten, und gehen von den akzessorischen Nidamentaldrüsen aus. Die eigentlichen Nidamentaldrüsen finden sich ausschließlich im weiblichen Geschlecht als zwei symmetrisch im hinteren Teil des Eingeweidesackes gelegene, meist birnförmige, den Tintenbeutel begleitende Säcke, für die infolge reichlicher Faltung des drüsigen Epithels eine regelmäßige blätterige Struktur charakteristisch ist. In ihnen werden Substanzen hergestellt, die gemeinsam mit solchen in den Eileiterdrüsen selbst produzierten, in die Mantelhöhle austretend, die äußeren Eihüllen für die Ovarialeier zu bilden haben. Hierzu gesellen sich nun noch benachbarte akzessorische „Nidamentaldrüsen“, die gelegentlich dicht zusammenrücken oder in ein unpaares Organ eingehen. Wie schon der Name besagt, hielt man sie bisher zumeist für weitere Einrichtungen zum Aufbau der Eischalen.

Wülker machte nun (1912) die auffallende Beobachtung, daß bei Loligo forbesi Steenstrup auch im männlichen Geschlecht solche akzessorische Drüsen vorhanden sind, aber deutlich rudimentäre Charaktere besitzen, indem sie, an sich in beiden Geschlechtern schon gering entfaltet, beim Männchen frühzeitig in der Entwicklung stehenbleiben. Ihr Aufbau ist der gleiche, wie bei allen anderen entsprechenden Organen, d. h. es handelt sich um eine lokale stärkere Entfaltung des Bindegewebes und um tubenartig sich in diesem Bezirk einsenkende Falten des Epithels, das hier mit Wimpern bedeckt ist, die sich ein Stück weit in diese fortsetzen. Pierantoni konnte Wülkers Angaben vollkommen bestätigen, nur kam er zu einer völlig anderen Deutung des „Drüseninhaltes". Tatsächlich führen die Einstülpungen nämlich gar kein Sekret; auch die auskleidenden Zellen weisen keine entsprechenden Strukturen auf, sondern sie sind gefüllt mit zahlreichen kleinen stäbchenförmigen Bakterien (Fig. 102). Alles deutet darauf hin, daß sie jedesmal aufs neue von außen aufgenommen werden, denn einmal findet man im tieferliegenden Gewebe junger, noch bakterienfreier Individuen keine solchen und dann ist an Tieren, deren Organe noch im Wachsen begriffen sind, zu bemerken, daß in jene Höhlungen allerlei Schmutz, Sekret der Tintendrüse usw. aufgenommen wird, der sie gleich zahlreicher kleiner Pfropfen erfüllt. Dadurch erhält das Organ vorübergehend eine schmutzig braune Färbung. Später fehlt dieser Detritus wieder und wird durch die Symbionten ersetzt. Nichts ist wahrscheinlicher, als daß diese auf solche Weise miterworben wurden und hier einen günstigen Nährboden fanden, den zu bilden vermutlich auch das Tier selbst beiträgt. Die lokale reiche Vakuolisierung des Bindegewebes scheint Pierantoni vor allem dafür zu sprechen.



Fig. 102. Schnitt durch die akzessorische Nidamentaldrüse bei Loligo forbesi. Nach Pierantoni.

Es liegt also ein regelrechtes symbiontisches Organ vor, dessen Funktion wir zwar nicht kennen, das aber in dieser Form offenbar vornehmlich oder gar allein dem Weibchen von Nutzen ist, denn im männlichen ist es ja hier rudimentär und sonst überall gar nicht vorhanden. Daß es sich aber nicht um ein Leuchtorgan handelt, hat Wülker bereits festgestellt.

Sehen wir nun zu, wie sich die akzessorischen Nidamentaldrüsen dort verhalten, wo sie ausschließlich am Weibchen getroffen werden, zunächst bei den Sepia-Arten, die den nächsten Schritt in der Komplikation getan haben. Bei Sepia elegans machen junge Weibchen von etwa 2 cm Länge gewissermaßen ein Loligo forbesi-Stadium durch, indem sie zwei rundliche Scheiben mit rädialgestellten, nach der Peripherie allmählich zunehmenden Faltenbildungen entwickeln, die abermals bräunlicher Detritus füllt. Das Röhrensystem wuchert hier aber mehr in die Tiefe, die Tuben spalten sich dabei und wachsen dicht durcheinander zu einem innigen Geflecht. So wird das Organ immer kompakter und größer, die Mündungen der Schläuche werden in einer mittleren Zone gesammelt. Döring studierte bereits (1908) die postembryonale Entwicklung sehr genau. Auch hier ersetzen schließlich unendlich viele kleinste Bakterien die Schmutzpartikelchen. Ihre Aufnahme von außen ist hier zwar an sich natürlich ebensowohl möglich, wie bei Loligo forbesi, da aber, wie wir sogleich sehen, bei anderen Sepia- und Sepiola-Arten eine direkte Übertragung von der Mutter auf die Nachkommen festgestellt werden konnte, ist es näherliegend, auch hier schon eine solche zu vermuten.

Was aber vor allem bei Sepia elegans neu ist, ist, daß sich bei genauerer Betrachtung dreierlei Typen von Schläuchen unterscheiden lassen, die dicht durcheinandergewürfelt, aber jeweils verschieden gefärbt sind und besondere Bakterienformen enthalten: weißliche, die mit langen, zierlichen Stäbchen gefüllt sind, gelbliche mit kurzen Stäbchen und orangerote mit kleinsten Kokken. Und ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei Sepia officinalis, wo noch ein dritter unpaarer Abschnitt zu den beiden stattlichen, beiderseitigen Lappen hinzukommt, nur daß die Formen anders verteilt sind. In den weißen Schläuchen trifft man etwa eiförmige Kokkenbakterien von ca. 1,5 μ Länge und 0,6 μ Breite, in den zitronengelben sehr schlanke Stäbchen von ca. 1,5 — 2 μ Länge und 0,3 μ Durchmesser und in den orangeroten kleinste runde Kokken, die etwa 0,1 μ im Durchmesser betragen. Solche Unterschiede sind

nicht nur innerhalb des Wirtes für die Spezies konstant und bekunden sich auch schon durch die verschiedene Färbbarkeit auf den Schnitten, sondern erhalten sich auch in den künstlichen Kulturen, die Pierantoni von den einzelnen Lokalitäten in Peptonagar mit Sepienbrühe gelangen. Dabei stellte sich nun aber die überraschende Tatsache heraus, daß die Symbionten aus den gelben Schläuchen und nur diese allein im Dunkeln und Halbdunkeln ein lebhaftes Leuchten zeigten! Die sogenannten akzessorischen Nidamentaldrüsen der Sepien sind partiell Leuchtorgane; wenn auch die Zoologen bisher auf deren Leuchtfähigkeit wenig geachtet haben, ist sie doch den Fischpraktikern schon länger bekannt und wird z. B. von De Rosso (1905) erwähnt. Pierantoni konnte sich auch selbst leicht davon überzeugen, daß die Sepienweibchen, besonders in der Brunstzeit, auf der pigmentlosen Bauchseite ein Licht ausstrahlen, das auch während der Begattung anhält. Übrigens scheint dies nicht allein von den akzessorischen Drüsen auszugehen, sondern auch auf eine diffuse Durchsetzung des Mantels mit den Bakterien, die in den gelben Schläuchen leben, zurückzuführen zu sein. Denn Schnitte durch diesen zeigten sie auch in dem äußeren und inneren Epithel und der verbindenden Muskulatur. Damit stimmt überein, daß Zirpolo, ein bakteriologischer Mitarbeiter Pierantonis, feststellen konnte, daß man aus oberflächlich sterilisierter Mantelmuskulatur Leuchtbakterien abzüchten kann. Auch sonst wurde ein postmortales Muskelleuchten bei Cephalopoden beobachtet, das so seine Erklärung finden dürfte und nicht verwechselt werden darf mit solchem, das wie bei vielen anderen marinen Organismen dadurch entsteht, daß sich auf dem Leichnam überall vorhandene Leuchtbakterien lebhaft vermehren. Dieses auch an den Sepien auftretende, von Zirpolo ebenfalls studierte Bakterium hat mit dem symbiontischen nichts zu tun.

Bei Sepia officinalis konnte auch die Übertragungsweise aufgeklärt werden. Die Füllung der jungen Organe mit Detritus ist hier nur eine geringe; dagegen treten in dem Epithel der Einstülpungen bei ihnen bakteriengefüllte Vakuolen auf und finden sich ebensolche auch am Grunde der Lumina. Und wenn man die derbgelatinöse Eischale prüft, die einen geschichteten Bau zeigt und vom Sekret des Tintenbeutels geschwärzt zu werden pflegt, indem man die einzelnen Lagen sondert, findet man zwischen ihnen die Bakterien wieder. Näher dem Ei wird die Konsistenz der Hülle eine weniger feste und entsprechend nehmen sie zu, bis sie un-

mittelbar um das Ei, wo sie eine schleimige Beschaffenheit annimmt, in Massen in freibeweglichem Zustand vorhanden sind. So werden die akzessorischen Nidamentaldrüsen zugleich zu Übertragungseinrichtungen für die Symbionten, wozu ja ihre Lage vorzüglich geeignet ist. Schon Brock (1879) weist darauf hin, daß, wenn sie gleichzeitig mit den Nidamentaldrüsen „sezernierten", ihr Inhalt sich notwendig mit dem der letzteren mischen müsse.

Sepietta obscura unterscheidet sich von den beiden Sepien dadurch, daß die drei auch hier vorhandenen Schlauchsorten sich nicht mehr wahllos durchflechten, sondern sich allerdings noch innerhalb des geschlossenen Organes auf größere einheitliche Bezirke sondern. Die verschieden gestalteten Bakterientypen verteilen sich wiederum in etwas anderer Weise auf die einzelnen Regionen, aber auch hier ist es allein der Inhalt der gelben Schläuche, der leuchtende Kulturen auf Agar ergibt.

Die hier erst angebahnte weitergehende Sonderung der einzelnen Bakteriensorten bzw. Schläuche wird bei Rondeletia minor Naef fortgesetzt (Fig. 103*a*). Von ihr konnte Naef zuerst berichten, daß das Weibchen auf dem Tintenbeutel ein unpaares Leuchtorgan besitzt. Genau besehen stellt es sich jedoch als paarig heraus, nur rücken die beiden Teile sehr dicht aneinander, und in beiden grenzt sich wieder ein ovales Mündungsfeld undeutlich ab. Jederseits schließen sich dann flügelförmig nach hinten zu die Säcke der akzessorischen Nidamentaldrüsen an. Diese wie die Leuchtorgane stellen abermals ein dichtes Konglomerat von Schläuchen dar, und zwar setzen sich erstere jetzt fast nur aus weißlichen Röhren zusammen und letztere ausschließlich aus gelblichen. Die orangefarbenen sind auf einen schmalen Randbezirk um das Leuchtorgan, das sich tief in den Tintenbeutel einsenkt, reduziert; mit anderen Worten: die gesamte Einrichtung ist den akzessorischen Nidamentaldrüsen der Sepien homolog, der leuchtende Abschnitt desselben aber hat sich weitgehend emanzipiert. Und dieser letztere wird nun auch auf das männliche Geschlecht übertragen, wo sich an entsprechender Stelle ein Leuchtorgan befindet, das sogar größer als beim Weibchen wird. Diesem fehlen also die Bakterien der weißen und orangeroten Abschnitte der akzessorischen Drüse. In den leuchtenden Abschnitten liegen bei Rondeletia kleinste Kokken und etwas verlängerte Stäbchen nebeneinander und erhalten sich auch beide in den Kulturen in Sepienbrühe, in denen ein schön leuchtender weißlicher Schleier auf der Oberfläche entsteht. Pierantoni ist der Ansicht,

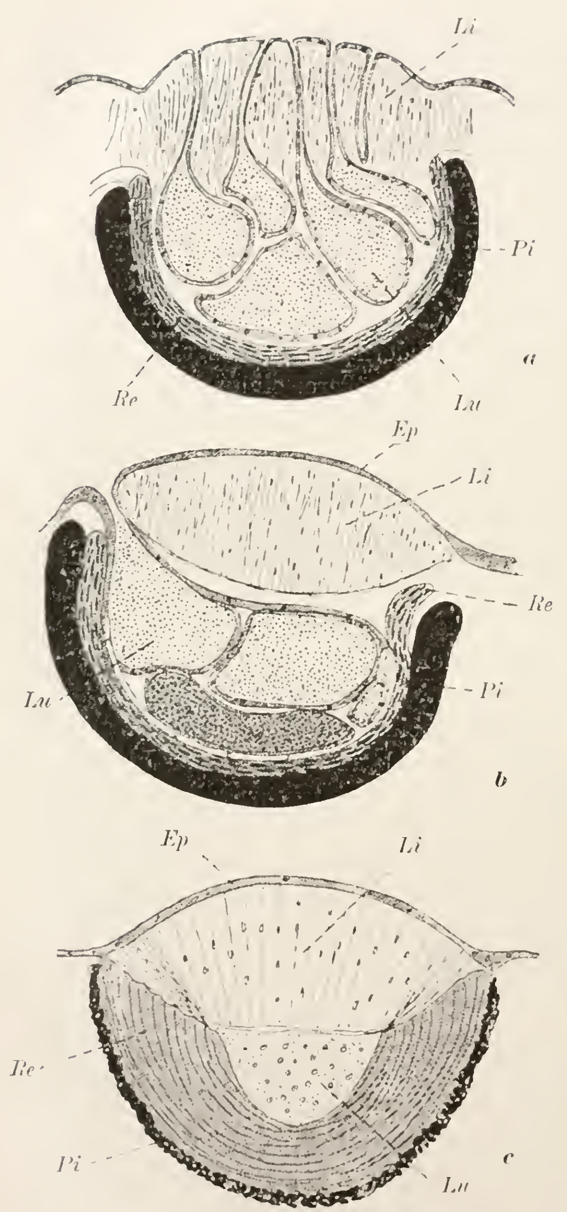


Fig. 103. Schematische Schnitte durch Cephalopoden-Leuchtorgane. *a* Rondeletia minor, *b* Sepiola intermedia, *c* Pterygioteuthis maculata.
Li Linse, *Lu* Leuchtsubstanz, *Pi* Pigment (bei *a* u. *b* Tintenbeutel), *R* Reflektor, *Ep* Epidermis.
a, *b* nach Pierantoni. *c* nach Chun.

daß tatsächlich hier zwei verschiedene Leuchtbakterien vorliegen.

Entsprechend der Erhebung des leuchtenden Abschnittes zu einem selbständigen Organ werden auch Hilfseinrichtungen angebahnt, die die Aufgabe haben, die Wirkung der Symbionten noch zu steigern. Die Schläuche, die zudem sich hier in der Tiefe beträchtlich nach Flaschenart erweitern, werden zunächst von einem Bindegewebe umhüllt, das außerordentlich reich von zweifellos die Symbionten ernährenden Kapillaren durchsetzt ist; über ihnen aber wird es ganz besonders durchscheinend und stellt so einen deutlichen Ansatz zur Linsenbildung dar. Dazu kommt die Differenzierung eines Reflektors an der entgegengesetzten Seite, die durch eine bei den einzelnen Formen verschieden weitgehende Umwandlung von Muskelzügen ermöglicht wird, wobei zu bemerken ist, daß diese hier noch auf einer ziemlich ursprünglichen Stufe stehenbleibt, und insbesondere auch

das Weibchen, bei dem das Organ ja auch kleiner ist, noch gegenüber dem Männchen zurücktritt. Ein Pigmentschirm, wie er an anderen Cephalopodenleuchtorganen vielfach gebildet wird, ist hier entbehrlich, da ja der Tintenbeutel diese Rolle übernimmt.

Dadurch, daß die Bakterien bei Rondeletia — wie auch bei einigen anderen Formen — ausgestoßen werden können und so dem umgebenden Wasser das Leuchten mitteilen, vermag das Tier noch einen besonderen Effekt zu erzielen, auf deren mutmaßliche Bedeutung wir noch zu sprechen kommen werden.

Die letzte Form, die Pierantoni unter den Myopsiden noch eingehend untersuchte, ist Sepiola elegans Naef. Sie steht auch tatsächlich am Ende dieser Reihe. Neben der akzessorischen Nidamentaldrüse, die wieder allein das Weibchen besitzt, ist die Art in beiden Geschlechtern durch je zwei symmetrisch gelagerte Leuchtorgane ausgezeichnet, die nun nicht mehr so enge örtliche Beziehungen zu der akzessorischen Drüse besitzen, wenn sie auch noch dem Tintenbeutel aufgelagert sind, und deren histologische Ausgestaltung sich auf eine wesentlich höhere Stufe erhebt (Fig 103*b*).

Die akzessorische Drüse repräsentiert ein unpaares rundliches Organ, dessen größerer, zentraler Teil aus den orangeroten, natürlich wieder bakterienerfüllten Schläuchen aufgebaut ist, während die weißlichen auf einen Saum rundum beschränkt sind. In den ersteren findet man kurze Stäbchen, in den letzteren Kokken, die sich in Kulturen konstant erhalten. Im Leuchtorgan leben wie bei Rondeletia zweierlei Formen, fast runde Kokken und zum Teil sehr lange Stäbchen, in Myriaden beisammen, die abermals auch außerhalb des Wirtes sich so erhalten, so daß Zirpolo, der dieselben in einer noch nicht veröffentlichten Untersuchung behandelte, auch hier zwei selbständige Rassen annimmt.

Über diese leuchtenden Gäste hat nun aber hier der Wirt eine regelmäßige durchsichtige Linse gelagert, die die Ausfuhrgänge der Tuben nach der Seite auszuweichen zwingt, und hinter sie ein vorzügliches, hochentwickeltes Tapetum. Der Tintenbeutel dient wieder als Lichtschirm, schiebt sich aber von innen her ein gutes Teil zwischen Linse und Leuchtkörper, so daß dann nur ein schmaler, äußerer Rand des Organes sein Licht austreten lassen kann. Auf die Art bekommt er zugleich die Funktionen eines abblendenden Lides, das zusammen mit dem kontraktilen Reflektor einen beliebigen Lichteffekt zu erzielen gestattet.

Auch hier konnte sich Pierantoni von der Infektion der Eischalen überzeugen. Die Eier, die Sepiola im Aquarium ablegte, leuchten zwar nicht, aber zwischen den zähen, elastischen, hier leicht orangefarbenen Membranen der Hülle liegen wieder Bakterien, die mit denen aus den orangeroten Schläuchen der akzessorischen Drüse identisch sind, und die inneren weißlichen schleimigen Partien sind mit unzähligen Organismen erfüllt, unter denen man teils den aus dem zweiten Abschnitt der akzessorischen Drüse stammenden, teils aber auch den im Leuchtorgan beheimateten begegnet.

Die Entwicklung beider symbiontischer Organe bietet manches Interessante. Prinzipiell gleichen sich beide, indem lokal beschränkte Epitheleinstülpungen nahe beieinander, aber zu verschiedenen Zeiten auftreten, die des Leuchtorganes etwa an 14 Tage alten Embryonen, die der akzessorischen Drüsen erst an Tieren, die schon 1 cm lang geworden sind. Bei ersteren erscheinen nacheinander die Wucherung des Bindegewebes, die Anlage der Linse und des Tapetums, bevor die Bakterien sich in den Schläuchen einfinden. Angesichts der Behaftung der Eier mit ihnen ist es recht wahrscheinlich, daß sie aus tiefer liegenden Geweben übertreten. Während der Embryonalentwicklung bilden die Symbionten hier bei den Tintenfischen keine größeren, zusammenhängenden Anhäufungen, wie das bei anderen Organismen der Fall ist, und entgehen daher dem Beobachter allzuleicht. Nur Anfangs- und Endstadium der Übertragung lassen sich leichter fassen.

Jedenfalls stellt das Wirtstier hier nicht nur den eigentlichen Wohnsitz für die Symbionten vorausschauend bereit, sondern auch alle Hilfsapparate und wir haben eine zweifellose Rückwärtsverlegung entwicklungsgeschichtlicher Prozesse vor uns; bis zu einem gewissen Grad läßt sich die Erscheinung mit den früher geschilderten Vorgängen in der Entwicklung viviparer Aphiden vergleichen, wo auch die von den Symbionten zu besiedelnden Zellen schon vor ihrer Ankunft sich sonderten.

Damit ist das Wesentlichste über die Symbiose bei den Myopsiden mitgeteilt, über die Oigopsiden der Tiefsee können wir uns kürzer fassen. Aus den eingehenden Untersuchungen Joubins, Chuns und Hoyles geht hervor, daß sie sich in vielen Punkten von den Myopsiden unterscheiden. Zunächst neigen hier die Leuchtorgane dazu, in großer Anzahl und in verschiedener Ausbildung sich über den ganzen Körper zu verteilen. Chun unterscheidet Hautorgane, die den Mantel und die Arme zieren können, Augen-

organe, die dem Bulbus bis zu 24 an der Zahl, regelmäßig angeordnet, aufsitzen, Tentakelorgane und Bauchorgane, von denen zumeist zwei dicht hinter dem After und zwei an der Kiemenbasis zu finden sind. Dazu kommt noch, daß durch verschiedene Mittel, wie Pigmentlagen, Flitterlagen usw., erreicht wird, daß das hier wie bei den Myopsiden von Haus aus grüne Licht in allen möglichen Farben Edelsteinen gleich leuchtet. Die Entfaltung der Linsen, Reflektoren und Pigmentschirme ist eine außerordentlich mannigfache, an der gleichen Spezies finden sich vielfach, z. B. bei der prächtigen Thaumatolampas, ganz verschieden strukturierte Leuchtorgane, deren Vergleich den Eindruck einer ungewöhnlichen, durch die Symbionten hervorgerufenen Labilität der Formenbildung gewährt und den Organismus zeigt, wie er eine Reihe ihm zur Verfügung stehender Bauprinzipien immer neu kombinierend ausprobiert. Akzessorische Nidamentaldrüsen fehlen, wie wir schon erwähnten, fast durchwegs. Lediglich bei Ctenopteryx konnte Naef solche in rudimentärem Zustande feststellen.[1] In allen Varianten aber steckt als einheitlicher Kern ein zentraler, stets als solcher kenntlicher Leuchtkörper. In einem Punkt unterscheidet er sich prinzipiell von den leuchtenden Teilen der Myopsidenorgane. Es fehlen hier Epithelschläuche, in deren Lumen die Bakterien leben könnten, und an ihre Stelle treten teils wohl begrenzte, teils zu Syncytienbildung mehr oder weniger neigende Zellmassen, in denen wir die Symbionten intrazellular zu suchen haben (Fig. 103*c*). Durchweg sind sie von einem reich entwickelten Netzwerk von Kapillaren durchsetzt, das die Insassen zu ernähren hat und bei Chiroteuthis derart entfaltet werden kann, daß der Leuchtkörper ein schwammiges Aussehen erhält (Chun). Auch Nervenäste dringen zwischen die Leuchtzellen ein. Daß diese wirklich Bakterien enthalten, blieb allerdings den Vorgängern Pierantonis verborgen, Chun spricht teils von ihrem völlig homogenen, sehr schwach färbbaren Plasma, teils von seinem deutlichen Lichtbrechungsvermögen und an vielen Stellen von zahlreichen Granulis, die sie erfüllen. In ihnen die Symbionten zu sehen, haben wir guten Grund. Ist es an sich schon in hohem Grade wahrscheinlich, daß das Licht der Oigopsiden kein tierisches ist, wenn das der Myopsiden ein pflanzliches darstellt, so hat zudem Pierantoni das anale Leuchtorgan des Tiefseecephalopoden Carybditeuthis unter-

1) Nach von ihm freundlichst mitgeteilten, noch unveröffentlichten Beobachtungen.

sucht und bis jetzt nur in Kürze (1919) darüber mitgeteilt, daß hier in dem Leuchtkörper deutliche stäbchenförmige Bakterien leben, die sich in kleinste rundliche Kokken aufteilen, welche sich auch im umgebenden Bindegewebe und den tieferen Zellagen der Linse und des Reflektors nachweisen lassen.

Von der Übertragung und der Entwicklungsgeschichte wissen wir zunächst noch nichts. Da die Bakterien keinen Weg mehr nach außen besitzen, derbe Eihüllen hier auch nicht produziert werden, scheint es mir am nächstliegenden, daß die Tiere zu einer Infektion der Eier selbst übergegangen sind. Der Embryo wird dann vermutlich von den Bakterien überall durchsetzt und wo ihnen der Wirt besonders günstige Ernährungsbedingungen bietet, vermehren sie sich reichlich. So würde die Tatsache, daß nahezu an allen Teilen Leuchtorgane in solcher Anzahl auftreten können, erklärlich. Nach Chuns Beobachtungen legen sich die einzelnen Organe entwicklungsgeschichtlich keineswegs gleichzeitig an (Pterygioteuthis). Gerne würde man etwas Näheres über die Ableitung der Leuchtzellen wissen. Es liegt nahe, sie mit der Gesamtheit des bei den Myopsiden die Bakterien umschließenden eingesenktes Epithels zu vergleichen, und zu vermuten, daß es bei den Oigopsiden schließlich als solide Masse in die Tiefe abgeschnürt wird, da die Tubenform bedeutungslos geworden ist. Eine wesentliche Stütze für eine solche Hypothese sehe ich in den Befunden Chuns an Cranchia, Liocranchia und Leachia. Die Leuchtorgane dieser Oigopsiden ähneln in keiner Weise denen der übrigen, hier tritt eine ektodermale Einstülpung auf, der ein Spaltraum fast bis in die Tiefe folgt (die beiden ersteren) oder die nur noch eine seichte Kerbe erhält (Leachia). Das Epithel ist vielschichtig und trägt die Leuchtpartikel in sich, die sich vielleicht auch noch im Lumen aufhalten können („gelegentliche feine Granulationen" begegnen Chun in diesem). Bei Leuchtorganen ohne Linsen können ferner die Leuchtzellen eine sehr oberflächliche Lage beibehalten, wie z. B. bei gewissen Augenorganen von Pterygioteuthis (Chun). Durch die zunehmenden Linsenbildungen aber werden sie immer mehr in die Tiefe abgedrängt.

Der Überblick, den wir damit über den Stand der Cephalopodensymbiose gewonnen haben, fordert noch zu einigen vergleichenden Betrachtungen heraus. Die Reihenfolge, die die Schilderung eingehalten hat, entspricht deutlich genug der zunehmenden Komplikation. Über den möglichen Anschluß der Oigopsiden- an

die Myopsidenorgane haben wir eben schon unsere Vermutungen ausgesprochen. Derartige Reihenbildung schließt natürlich keineswegs sofort auf genetische Zusammenhänge, sie ist vielmehr zunächst eine rein architektonische, das Prinzip der zunehmenden Komplikation erklärende, der gleichsinnige Verwandtschaftsgrade zugrunde liegen können oder nicht. Eine höherstehende Form kann z. B. im Zusammenhang mit ihrer oberflächlichen Lebensweise ihr Leuchtvermögen nur wenig entfaltet, eine ursprünglichere, aber in der Tiefsee lebende hochgradig spezialisiert haben.

Die Myopsidensymbiose gibt uns noch manche Rätsel zu raten auf. Die vorliegenden Tatsachen in Einklang zu bringen und zu deuten, bestehen zwei Wege. Stellen wir uns auf den Standpunkt, daß sie erschöpfend sind, dann müssen wir annehmen, daß hier zunächst sich lediglich beim Weibchen eine Symbiose entwickelt hat, deren Bedeutung natürlich entsprechend eine mit den spezifisch weiblichen Funktionen im Zusammenhang stehende sein muß. Die Symbionten waren zunächst wenigstens keineswegs leuchtend und siedelten sich in den sogenannten akzessorischen Nidamentaldrüsen an. Man könnte in Anbetracht ihrer Lage sich etwa vorstellen, daß sie bei der Entstehung der Eischale irgendeine Rolle zu spielen hatten. Wenn gelegentlich, wie bei Loligo forbesi auch im männlichen Geschlecht ein entsprechendes, wenn auch rudimentäres Organ angelegt wird, so kann dies dann lediglich als eine unnütze vererbungsgeschichtliche Konsequenz betrachtet werden, wie uns eine solche auch schon einmal am Mycetom männlicher Aleurodiden begegnete und für die wir in den Brustdrüsen des Mannes ein klassisches Beispiel haben. Nun sind in der Folge zwei weitere Symbionten im gleichen, weiblichen Organ aufgetreten, von denen einer die Fähigkeit zu leuchten besaß. Ob es sich hierbei um weiteren Zuzug von außen handelt oder um eine Spaltung des ursprünglich einzigen Typus in drei, können wir nicht entscheiden. Daß letzteres vorkommt, machten uns die Verhältnisse bei Homopteren und Cicadarien ja in höchstem Grade wahrscheinlich. Auf der anderen Seite kennen wir zahlreiche Tiere, die zwei von Haus aus verschiedene Symbionten in sich bergen und wir müssen mit der Möglichkeit rechnen, daß es sich um Begleitbakterien handelt, wie wir solche zum Beispiel als fast ständige Genossen in den Darmvertikeln der Olivenfliege trafen. Auffallend ist hierbei, daß auch schon bei Lampyris Pierantoni zwei durcheinandergewürfelte, aber konstante Bakterienrassen unterscheidet. Zunächst bleiben ja auch jene drei

auf das Weibchen reserviert, was uns doppelt wundernehmen muß, da inzwischen diese dazu übergegangen sind, die Eier zu infizieren. Es wäre interessant zu wissen, wie sich die auf Männchen ergebende Eier verbrachten Symbionten verhalten. Allmählich aber bekommt gewissermaßen auch das Männchen Interesse an einem der drei Weibchensymbionten, dem leuchtenden, übernimmt ihn allein und bietet ihm geeigneten Sitz, der gleichzeitig auch vom weiblichen Organismus durch eine gesonderte Behausung ausgezeichnet wird, die seine Leistungen besser zu steigern vermag.

Die andere Möglichkeit, die Dinge zu beurteilen, aber könnte von der Bedeutung der akzessorischen Nidamentaldrüsen für die Vererbung der Symbionten ausgehen und in ihr lediglich Übertragungseinrichtungen sekundärer Art sehen, wie wir sie ganz ähnlich bei den Anobien- und Dacus-Weibchen beschrieben haben. Wer sich ihr anschließt, der müßte dann postulieren, daß die für das individuelle Leben der Sepien bedeutsamen Symbionten in beiden Geschlechtern an anderer Stelle noch leben und wirken. Ich muß gestehen, daß mir diese Auffassung mehr Wahrscheinlichkeit zu haben dünkt; insbesondere spricht auch die Beobachtung dafür, daß die Leuchtbakterien sich noch fern von den konzentrierten Organen diffus in der Mantelmuskulatur finden. Die akzessorische Nidamentaldrüse des Loligo forbesi-Männchens wird dann ein unnützes und deshalb rückgebildetes Übertragungsorgan. Die Acquisition der beiden neuen Bakterien durch die weiblichen akzessorischen Nidamentaldrüsen und die Übertragung des Leuchtsymbionten auf die Männchen bleibt davon unberührt, denn sie stellen eine hervorragend hierzu geeignete Stelle dar, an der nach außen sich öffnende und mit einem geeigneten Nährboden erfüllte Schläuche konzentriert sind. Welche der beiden Auffassungen die richtige ist, das müssen weitere Untersuchungen lehren, die vor allem im Männchen nach nichtleuchtenden Bakterien suchen müssen, die hier diffus verteilt oder doch jedenfalls an anderweitigen Stellen lokalisiert sind.

5. Leuchtsymbiose bei anderen marinen Tieren, ihre Verbreitung und biologische Bedeutung

Wir haben nun erfahren, daß das Leuchten dreier, weit im System voneinander entfernter Tierformen, deren lichtaussendende Organe ganz verschieden gebaut sind, auf einem Zusammenleben mit Mikroorganismen beruht und müssen jetzt fragen, ob dadurch

wohl die Einheitlichkeit tierischer Lichterscheinungen durchbrochen wird oder ob wir es wagen dürfen, die vor wenigen Jahren noch ganz unmögliche Hypothese aufzustellen, daß es ein wirklich tierisches Leuchten nicht gibt und alles, was man bisher dafür erklärt hat, im letzten Grunde pflanzliches Licht ist. Ich habe, um diese grundlegende Frage zu entscheiden, begonnen, weitere leuchtende Formen in den Kreis der Untersuchung zu ziehen, mußte mich aber bis jetzt unter dem Druck der Zeitumstände damit begnügen, dies nur an fixiertem Material zu tun, das in solcher Hinsicht viel spröder ist, als das lebend geprüfte Gewebe. Die Objekte, denen ich so nähergetreten bin, waren Ctenophoren, Phyllirrhoe und Pennatuliden.

Der Sitz des Leuchtens bei den Ctenophoren konnte bis jetzt nicht genau festgelegt werden. Einstimmigkeit besteht nur darüber, daß dasselbe sich irgendwie mit dem Gastrovaskularsystem deckt. Davon kann man sich durch Betrachtung einer leuchtenden Rippenqualle unschwer überzeugen, denn an ihr erstrahlen die acht Linien, die durch die Lage der Hauptstämme des Kanalsystems und der Ruderplättchenreihen ausgezeichnet von einem Pol zum anderen ziehen. Daß es nicht die letzteren sind, die die Lokalisation bestimmen, wie es Peters (1905) anzunehmen scheint, geht deutlich daraus hervor, daß bei Beroe rufescens auch noch ein leuchtendes Netzwerk diese Lichtstreifen verbindet und diese Art gleichzeitig ein weiteres, in der Form anderen Beroe-Arten fehlendes ebenso angeordnetes anastomosierendes Kanalsystem besitzt (Panceri, 1872). Dieses Vorkommen macht auch zugleich die ältere Auffassung hinfällig, daß es lediglich die in den acht Radien angeordneten Geschlechtsorgane seien, die das Licht ausstrahlten. Daß die umgebende Gallerte unbeteiligt ist, erkannte Panceri ebenfalls bereits; der um die Kenntnis der Lichterscheinungen an Tieren so verdiente Zoologe, auf den auch das meiste zurückgeht, was wir von den Ctenophoren wissen, kam vielmehr zu der Auffassung, daß die gesuchte Leuchtmaterie um die Hauptstämme des Gastrovaskularsystems, in kleinste Bläschen vereinigt, herumliege, die, der Kerne entbehrend, nicht den Charakter von Zellen besitzen. Wie bei so vielen anderen Leuchttieren schrieb er ihr auch hier einen fettigen Charakter zu. Chun geht in seiner großen Monographie der Rippenquallen merkwürdig wenig auf die Leuchtfähigkeiten derselben ein, spricht sich aber ohne nähere Begründung dahin aus, daß ihr Sitz wohl in dem Kanalsystem selbst zu suchen sei (1880).

Zu dieser Überzeugung hat auch mich die Untersuchung von Beroe ovata geführt. Sie schien mir für eine Entscheidung von vornherein sehr günstig zu sein, weil bereits Panceri feststellte, daß hier das Licht nicht als einheitlicher Streifen sich mit dem Hauptstamm der Gefäße deckt, sondern von zwei flankierenden Linien ausgeht. Besonders an müden oder absterbenden Tieren ist das deutlich zu erkennen, bei denen die nichtleuchtende mittlere Partie nicht mehr von den seitlichen überstrahlt wird. Angesichts einer solchen Lokalisation ist zu hoffen, daß Querschnitte irgendeine beiderseits sich wiederholende Struktur offenbaren, die sich mit dem Sitz des Leuchtens deckt. Dies ist auch tatsächlich der Fall. Schon bei schwacher Vergrößerung erkennt man, daß das Epithel der längsziehenden, im Querschnitt wenigstens an dem fixierten Material abgeplatteten Kanäle an den beiden Schmalseiten viel intensiver gefärbt erscheint, und starke Vergrößerungen ergeben, daß dies davon herrührt, daß hier insbesondere der distale Teil der Zellen mit einem Konglomerat feinster kurzer Fädchen erfüllt ist. In ihnen haben wir die gesuchte „Leuchtmaterie" tatsächlich zu sehen, die aber so wenig wie bei den Pyrosomen und anderen Tieren eine fettartige Beschaffenheit zeigt, sondern offenbar als eine dichte Ansammlung von Bakterien angesprochen werden darf.

Wo die entsprechenden Kanäle nur als einfache Linie leuchten, da ist es wahrscheinlich stets die der Außenseite zugekehrte Wandung derselben, die die Symbionten enthält. Ich habe Pleurobrachia pulmo verglichen und vermisse bei ihr, wie zu erwarten war, die bilateralsymmetrische Anordnung der entsprechenden Einschlüsse, finde aber an der bezeichneten Stelle, wenn auch bei weitem nicht in so dichten Massen wie bei Beroe ovata, entsprechende Gebilde in Vakuolen der Entodermzellen eingeschlossen. Meine Untersuchungen sind zwar keineswegs als abgeschlossen zu betrachten, aber sie lassen jetzt schon kaum mehr einen Zweifel daran, daß auch das Ctenophorenleuchten erst durch Eingang einer Symbiose mit Leuchtbakterien ermöglicht wurde.

Damit harmoniert auf das Beste, daß schon Allman (1862) und in der Folge Peters (1905) feststellten, daß bereits sehr junge Embryonen, die die Eihülle noch nicht verlassen haben, Licht aussenden, ja daß schon Furchungsstadien diese Fähigkeit zukommt. Für uns besagt das natürlich nichts anderes, als daß hier genau wie bei den Leuchtkäfern, Pyrosomen und Cephalopoden bereits die Eier bzw. Eihüllen infiziert werden. Bei den Ctenophoren bietet

dies keinerlei Schwierigkeiten, denn die Gonaden begleiten ja die Kanäle beiderseits und grenzen so unmittelbar an die infizierten Entodermzellen.[1]

Auch die Physiologie des Ctenophorenlichtes besitzt mannigfache Berührungspunkte mit der der Pyrosomen. In gleicher Weise leuchten die Tiere nur auf, wenn sie gereizt sind, insbesondere wenn sie mechanische Reize treffen; wie dort pflanzt sich das Licht von der gereizten Stelle nach entfernteren fort und man kann, wenn man ein Ende einer Rippe reizt, das Licht bis zum anderen sich fortpflanzen sehen, und wenn man die Mitte berührt, zwei divergierende Ströme erzielen. Zarte Reize lassen nur eine Rippe aufleuchten, heftige aber alle acht. Das Zentralnervensystem spielt dabei keine Rolle. Unsere Erklärung ist natürlich die gleiche wie dort, wellenförmig sich ausbreitende Kontraktionen erneuern das Wasser der Rippengefäße und führen damit neuen Sauerstoff den angrenzenden Bakterien zu. Bei der ungestörten Bewegung ist nach Peters nicht etwa wie bei Pyrosomen ein Aufblitzen zu beobachten, was sich für uns damit sehr wohl erklärt, daß diese hier nicht durch Kontraktionen der Tiere ermöglicht wird, wie bei den Feuerwalzen, sondern durch den Schlag der Ruderplättchen, der das Tier selbst in keiner Weise irritiert.

In einem Punkt bringt das Leuchten der Rippenquallen aber den Pyrosomen gegenüber etwas Neues. Allman, Panceri und Peters haben die Erfahrung gemacht, daß Belichtung jeglicher Art, nicht nur Sonnen-, sondern auch Lampenlicht und Mondschein den Leuchtprozeß aufhebt und erst nach einigem Verweilen im Dunkeln die Fähigkeit wieder zurückkehrt. Hierin verhalten sich erwachsene Tiere und Entwicklungsstadien ganz gleich. Etwas Ähnliches kommt bei den bisher studierten Leuchtbakterien nicht vor, offenbar liegt hier eine spezifische Einwirkung des Wirtsstoffwechsels vor, der vielleicht im Lichte Stoffe entstehen läßt, die die Leuchtfähigkeit der Symbionten aufheben. Man könnte an eine Spareinrichtung denken, die die Energie der Lichtproduktion nicht zu einer Zeit vergeuden läßt, in der sie für den Wirt infolge ihres Unbemerktbleibens völlig nutzlos wäre. Wenn es einmal gelingt, künstliche Kulturen von Ctenophoren-Leuchtbakterien herzustellen, dann wird

1) Peters gibt an, daß die ungefurchten Eier bei Umrühren des Wassers nicht leuchten, wohl aber die Furchungsstadien. Es wäre denkbar, daß die Symbionten zunächst nicht oberflächlich genug im Eiplasma liegen, um von der Sauerstofferneuerung etwas zu verspüren.

man diese Hypothese vielleicht in der Weise prüfen können, daß man ihnen Extrakte von lange belichteten bzw. lange unbelichteten Wirtstieren zusetzt und feststellt, ob dadurch eine Unterbindung des Leuchtens erreicht wird. Daß geringfügige Ernährungsschwankungen hier von Einfluß sein können, darauf haben wir schon früher hingewiesen. Die einfache Deutung, die Peters der Erscheinung gibt, daß eben nur bei Dunkelheit die Bildung der Leuchtsubstanz vor sich geht, kann, wenn wir ein Bakterienleuchten annehmen, natürlich in der Form nicht aufrecht erhalten werden, wie auch seine Vorstellung, daß zu ihrer Entstehung mechanische Reize nötig sind, dahin abgeändert werden muß, daß solche nur indirekt als Sauerstoff zuführend wirksam gedacht werden können.

Mangold glaubt die Tatsache, daß die Leuchtkäfer vielfach bei Tage nicht bzw. nur schwach leuchten, mit der Abhängigkeit des Ctenophorenlichtes von der Dunkelheit vergleichen zu dürfen. Tatsächlich scheinen mir jedoch hier zwei verschiedene Dinge vorzuliegen, denn dort handelt es sich um ausgesprochene Nachttiere, die ihren Bakterien infolge ihres schlafartigen Zustandes tagsüber nur ganz geringe Mengen Sauerstoff zuführen und ihnen so das Leuchtvermögen kürzen, bei Tage geweckt aber leuchten, hier um Formen, bei denen auch bei Darbietung gleicher Sauerstoffmengen im Tageslicht ein Leuchten nicht erfolgt. Schließlich sei noch erwähnt, daß auch, wenn man Rippenquallen in Wasser zerdrückt, dieses sich mit zahllosen kleinen Partikelchen füllt, die, sobald man das Wasser schüttelt, aufblitzen. Verletzt man nur eine Rippe, so ergießt sich ein feiner leuchtender Strom in das Wasser. Auch in dieser Hinsicht gleichen die Tiere also den Leuchtkörpern der Pyrosomen.

Was wir über die Physiologie des Pennatulidenleuchtens wissen, ähnelt wiederum ganz dem von Pyrosomen, also Tieren mit unzweifelhafter Leuchtsymbiose her Bekannten; abermals pflanzt sich das Leuchten von der gereizten Stelle ausgehend und ganz bestimmte Bahnen einschlagend, über die Kolonie aus. Panceri stellte fest, daß es von acht abgegrenzten, um die Mundöffnung herum zwischen den Septen angeordneten Punkten ausgeht und von hier noch strangartig eine Strecke weit das Schlundrohr begleitet. Die Histologen, die sich später mit den Pennatuliden befaßten, haben der Frage keine weitere Aufmerksamkeit geschenkt; auch hier glaube ich die leuchtenden Zellen mit Mikroorganismen gefüllt aufgefunden zu haben. Zudem liegen auch für diese Tiere Angaben vor, daß die Eizellen bereits leuchten!

Sehr interessant sind die Leuchtzellen der Phyllirrhoe bucephala, einem glasig durchsichtigen im Plankton lebenden Opistobranchier, die hier völlig voneinander isoliert über den ganzen Körper verteilt sind und im Dunkeln einen sternübersäten Nachthimmel im kleinen hervorzaubern. Ich finde sie von einer großen Vakuole erfüllt, in welcher eine dicht zusammengedrängte Masse liegt, die ganz dem Inhalt der leuchtenden Entodermzellen der Beroe gleicht. Junge Zellen sind dicht von ihnen erfüllt, ältere werden allmählich fast leer, was davon kommt, daß die Zellen sich nach außen öffnen und ihren leuchtenden Inhalt Drüsenzellen gleich austreten lassen. Außer Panceri haben schon Dubois, Claus und Trojan sich mit dem reizvollen Objekt beschäftigt und Dubois findet in den Zellen wie bei den übrigen Leuchttieren seine Vakuolide wieder, die wir nun schon mehrfach für fremde Mikroorganismen erklären mußten. Wie die Pyrosomen und Ctenophoren leuchtet die Phyllirrhoe nur, wenn sie gereizt wird; aber nach ihrem Tode glimmt das Licht kontinuierlich weiter, ganz wie das Polimanti an absterbenden Feuerwalzen gefunden hat. Von vornherein muß es im höchsten Grade wahrscheinlich sein, daß bei so speziellen Übereinstimmungen im Verhalten der Leuchtsubstanz sie nicht das eine Mal ein Produkt tierischer Zellen, das andere Mal Bakterien darstellt.

Eine Grenze zwischen echtem tierischem Leuchtvermögen und Symbiontenleuchten ist augenblicklich nicht festzulegen. Die Dinge sind hier allzusehr im Fluß. Wenn man aber die Fülle der übrigen Licht aussendenden Organe überschaut und das, was man über ihre Physiologie weiß, durchmustert, so begegnet man nirgends unüberwindlichen Schwierigkeiten, die sich einer Hypothese entgegenstellen würden, daß das gesamte Leuchten der vielzelligen Tiere kein wirklich tierisches ist. Die Leuchtorgane, von denen wir heute teils mit Sicherheit, teils mit Wahrscheinlichkeit annehmen können, daß sie Wohnsitze von Bakterien darstellen, verteilen sich auf die verschiedensten Kategorien. Bei Ctenophoren finden wir eine einfache Invasion bestimmter nicht weiter differenzierter Gewebszellen, bei Phyllirrhoe drüsenartige in die Haut eingesenkte Leuchtzellen, bei Pyrosomen höchst einfach gebaute Organe von parenchymatösem Charakter, bei Insekten ebensolche, aber in aufsteigender Komplikation unter teilweisem Zutritt von Hilfseinrichtungen, bei den Cephalopoden endlich das ganze Rüstzeug höchst differenzierter Leuchtorgane. Sollten die prinzipiell ebenso gearteten Leuchtzellen und Leuchtorgane bei Medusen, Crustaceen, Würmern, Echinodermen und Fischen einem

völlig anderen Prinzip ihr Dasein verdanken und sollen die Ähnlichkeiten im physiologischen Verhalten nur auf einer elementaren Identität pflanzlichen und tierischen Lichtes beruhen? Wir können es schwerlich annehmen. Was insbesondere die Ähnlichkeiten zwischen den Leuchtorganen der Fische und der Cephalopoden anlangt, so sind diese ja zum großen Teil sehr weitgehende. Auch bei den Fischen kommen offene und geschlossene Organe vor, und ihre leuchtenden Zellen werden von Brauer und den übrigen Autoren stets als Drüsenzellen bezeichnet, deren Sekret vornehmlich in den Zellen selbst sitzt, zum Teil aber auch in den Sammelräumen sich frei findet. Ob die in Frage kommenden Körnchen und Fädchen wirklich Sekrete sind oder, wie wir vermuten müssen, Kokken und Bakterien, muß die Zukunft entscheiden. Einige Schwierigkeiten könnten vielleicht die „Leuchtdrüsen" der Ostrakoden, die vor allem Giesbrecht (1895) sorgfältig studiert hat, bereiten, denn ihr Inhalt leuchtet erst auf, wenn er in das Meerwasser ausgestoßen wird, nie im Innern der Tiere. Man mag sich das aber so deuten, daß die Bakterien hier erst mit dem nötigen freien Sauerstoff in Berührung kommen, wie etwa bei einer gelegentlich vorkommenden Invasion von Leuchtbakterien in der menschlichen Harnblase der Harn erst leuchtet, wenn er in der Luft zerstäubt. Dem stehen allerdings Angaben Giesbrechts gegenüber, daß dies Aufleuchten auch in völlig luftfreiem Wasser vor sich geht. Auch versichert er auf das bestimmteste, daß dem Sekret jegliche geformte Teile abgehen, wie er überhaupt der Meinung ist, daß die Luminiszenzerscheinungen nicht an lebende Substanzen gebunden seien. Solche Erfahrungen stehen natürlich zunächt einer Verallgemeinerung des symbiontischen Leuchtens im Wege und müssen erneuten Prüfungen unterzogen werden.

Noch auf einen weiteren höchst auffälligen Punkt sei hingewiesen, der dazu drängt, unsere an Käfern, Pyrosomen, Cephalopoden gewonnenen Vorstellungen auf andere leuchtende Metazoen zu erweitern. Wie bei jenen leuchten die Eier fast aller noch nicht auf eine Symbiose hin geprüfter Formen! In Dubois' Buch findet man Angaben über leuchtende Eier von Cölenteraten, Würmern, Mollusken und er schreibt selbst, daß es sich dabei um eine sehr wahrscheinlich für alle mit Lichtbildung begabten Metazoen geltende Erscheinung handelt. Soll sie wirklich auf zwei ganz verschiedenen Vorgängen beruhen?

Einige Worte seien noch über die für das Zustandekommen von Leuchtsymbiosen außerordentlich günstigen Bedingungen im

Meer gesagt. Wie wir bei den Insekten darauf hinweisen konnten, mit welcher Fülle wertvoller Mikroorganismen sie an den Stätten ihrer Nahrung in Berührung kommen, und wie die Pflanzensäfte saugenden Formen von Saccharomyceten und Bakterien umgeben sind, die durch die Exkremente angelockt werden, wie wir im Süßwasser die weite Verbreitung von Zoochlorellen und im Meer die der Zooxanthellen betonten, so gilt dies in entsprechender Weise von den Leuchtbakterien. Schon Heller war es bekannt, daß alle möglichen Seetiere, Echinodermen, Würmer, Mollusken, Fische usw. ein bis zwei Tage nach ihrem Tode zu leuchten beginnen, da die schon vorher stets vereinzelt auf ihnen vorhandenen Bakterien sich auf dem zersetzenden Nährboden lebhaft vermehren, und Molisch hat solche Versuche ganz mit dem gleichen Erfolge wiederholt. Er prüfte auch insbesondere die Fische in dieser Hinsicht genauer und schildert das bleiche Licht, das sie des Nachts in den Gewölben ausstrahlen, in denen sie in Triest für den Verkauf am nächsten Tage aufbewahrt werden. Die Möglichkeit der Seetiere, sich mit Leuchtbakterien zu infizieren, ist also von vornherein in hervorragender Weise gegeben, und es wäre ganz wie bei den Zooxanthellen geradezu ein Wunder zu nennen, wenn zumal bei der Neigung der Leuchtbakterien nicht nur zu saprophytischer, sondern auch zu parasitischer Lebensweise nicht die verschiedensten Tiere solche in sich aufgenommen hätten. Für uns ist es also kein Zufall, daß sich der Reichtum des Meeres an Leuchtbakterien und leuchtenden Tieren einerseits und das Fehlen der Leuchtbakterien und der Leuchttiere im Süßwasser andererseits in so auffälliger Weise decken, und es wird nicht minder klar, warum die Tierwelt der dunklen Höhlen es nicht in einem den Tiefseebewohnern vergleichbaren Maße gelernt hat, ihnen hier so nützliche Leuchtorgane zu entwickeln, statt sich ausschließlich auf Tast- und Geruchssinne verlassen zu müssen. Auf zwei Wegen kann und ist offenbar eine solche Vereinigung vor sich gegangen, einmal durch den Darmkanal und die Gastrovaskularsysteme in die angrenzenden Epithelien, wie bei den Ctenophoren, und dann, indem Hautdrüsen mit ihren Sekreten eine willkommene Wohnstätte boten. Die Lage und der Bau der Organe lassen vielfach noch vermuten, welche der Einfallspforten benutzt wurde, womit keineswegs gesagt ist, daß etwa Drüsenzellen bewohnende Bakterien jedesmal von außen neu aufgenommen werden müßten. Wir haben ja bei den Cephalopoden beobachten können, wie eine ursprüngliche Aufnahme von außen durch eine Infektion

der Eier ersetzt werden kann und trotzdem die Symbionten sich am Ende der Entwicklung wieder in den mit der Außenwelt kommunizierenden Räumen einstellen.

Was den Wert der Leuchtsymbiosen für den tierischen Partner anlangt, so können wir uns hier kurz fassen. Die Bedeutung der Leuchtorgane ist schon vielfach diskutiert worden und man ist sich darüber einig, daß sie in der verschiedensten Richtung zu suchen ist. Bei den Insekten und Sepien z. B. und sicher auch bei einer Anzahl Tiefseetieren (Fischen) helfen sie den beiden Geschlechtern, sich zu finden: in anderen Fällen macht es die Anordnung derselben von vornherein wahrscheinlich, daß sie als Lichtfallen wirken, die kleine, dem Lichte zustrebende Planktonten, Copepoden, Protozoen u. dgl. anlocken und in die Mundöffnung oder den Tentakelkranz hineintaumeln lassen; dies scheint mir z. B. für die Pyrosomen und die Pennatuliden höchst wahrscheinlich. Dazu kommt als dritte sichere Verwendungsweise die als Schutzeinrichtung. Wie bei Tage sich die Myopsiden im Schutze einer Tintenwolke flüchten können, so vermögen Heterotheutis u. a. des Nachts durch den feurigen Schein ausgespritzter Bakterien ihre Verfolger über ihre Gegenwart täuschen. Inwieweit das Licht auch als Schreckmittel Dienste tun kann, darüber wissen wir nichts Bestimmtes; daß es aber dem Träger hilft, seine Umgebung zu erhellen und sich in ihr zurechtzufinden, dürfen wir als sicher annehmen. Wer sich über weitere Einzelheiten hierzu orientieren will, sei auf Mangolds Zusammenfassung oder Dubois' La vie et la lumière hingewiesen; er wird dabei allerdings auch noch so manches finden, was wohl von der Phantasie der betreffenden Autoren Zeugnis ablegt, aber in keiner Weise als Tatsache hingenommen werden darf.

Alle diese verschiedenen Nutzanwendungen gehen von dem Effekt des Lichtes aus und sind ausgesprochen biologischer Natur. Bei der bisherigen Auffassung der Leuchtorgane bot sich ja auch kaum eine andere Möglichkeit. Eine Reihe von leuchtenden Tieren bereiten allerdings nicht geringe Schwierigkeiten. Man denke z. B. an die leuchtenden Noctilucen und andere Protisten. Hier vermag vielleicht die Erkenntnis einer Bakteriensymbiose einmal neue Wege zu erschließen, denn es ist ja keineswegs von vornherein sicher, daß das Bakterium gerade wegen seiner Leuchtfähigkeit aufgenommen wurde; es können vielmehr auch irgendwelche andere, dem Wirte wertvolle Eigenschaften, etwa ernährungsphysiologischer Natur, dazu geführt haben und die Lichtproduktion eine nebensächliche, vielleicht

dann sekundär auch noch verwendete Eigenschaft der Symbionten darstellen. Sahen wir doch z. B., daß die akzessorischen Nidamentaldrüsen bei Loligo forbesi ein nichtleuchtendes Bakterium führen und die anderer Tintenfische neben solchen auch leuchtende. Hier ist auch der Platz, darauf aufmerksam zu machen, daß Dubois dem Leuchtsekret von Pholas giftige Eigenschaften zuschreibt, und daß Trojan bei Phyllirrhoe ebenfalls an eine solche denkt. In Anbetracht der Tatsache, daß auch andere Mollusken giftige Ausscheidungen absondern, über deren eventuellen Zusammenhang mit Mikroorganismen wir allerdings bis jetzt nichts wissen, wie die Aplysien und Purpurschnecken, dürfen wir derartige Möglichkeiten wohl im Auge behalten (vgl. hierzu Schlußbemerkungen).

Jedenfalls brauchen wir, wenn wir keinerlei Vorteile der Lichtwirkung für das Tier erkennen können, auf dem Boden der Leuchtsymbiose stehend, nicht sogleich den Schluß ziehen, den Molisch wohl mit Recht für Bakterien und Pilze zieht, daß das Licht nur eine unbeabsichtigte Begleiterscheinung fundamentaler Lebensprozesse ist, sondern es bleibt stets noch die Möglichkeit einer Verwertung anderer Eigenschaften der Symbionten.

Für manchen wird unsere Auffassung vom tierischen Leuchten noch allzuviel Befremdliches haben und es ist selbstverständlich, daß es noch zahlreicher Untersuchungen bedarf, um sie zur Gewißheit zu erheben. Jedenfalls werden durch sie neue Gesichtspunkte in das Studium der Morphologie wie der Physiologie der Leuchtorgane getragen und es steht zu hoffen, daß damit ein einheitlicheres Verständnis der Fülle der Erscheinungen angebahnt wird. Wie insbesondere auch der Physiologe nun erst sachgemäße Experimente anstellen kann, wo er Klarheit darüber bekommt, womit er eigentlich experimentiert, das ging aus der Beurteilung der Leuchterscheinungen bei Pyrosomen, Ctenophoren und Insekten vielfach hervor. Seine Aufgabe wird es in Zukunft vor allem immer sein, durch geeignete Versuchsanordnung auseinanderzuhalten, was ursprüngliche Äußerungen der Symbionten sind und wie weit die Einflüsse des Stoffwechsels und insbesondere der Atmung des Wirtstieres das Verhalten der Bakterien in bestimmte Bahnen zu lenken vermögen. Überall wird das Studium der isolierten Symbionten eine wesentliche Ergänzung darstellen müssen.

Wir haben bisher die Protozoen ganz außer acht gelassen. Leider sind wir über die letzten morphologischen Feinheiten, die sich hier am Sitz des Leuchtens erkennen lassen, nur unvollkommen

unterrichtet: bei Peridineen und Radiolarien wissen wir gar nichts hierüber, bei Noctiluca wenigstens, daß das Protoplasma nicht einheitlich leuchtet, sondern daß es einzelne kleinste Pünktchen sind, von denen das Licht ausstrahlt. In ihrem Verhalten zeigen sie die engsten Beziehungen zu den Metazoen, wenn sie nur auf Reize hin aufleuchten, wenn sie nach wiederholtem Leuchten ermüden und durch Belichtung ihre Leuchtfähigkeit verlieren. Sie sind also in physiologischer Hinsicht zu den Metazoen und nicht zu den Bakterien zu stellen, und wenn es sich bewahrheiten sollte, daß alles Metazoenleuchten auf Symbiose zurückzuführen ist, dann werden wir für die Protozoen die entsprechenden Schlüsse ziehen müssen. Die Fähigkeit der Lichtproduktion bliebe dann auf Spaltpilze und Hyphomyceten beschränkt.

VI. Irrwege der Symbiontenforschung

Wenn die Beobachtungen und Ideen, die Portier (1918) in seinem Buche „Les Symbiotes“ entwickelt, sich aufrecht erhalten lassen, dann haben wir im Vorangehenden nur einen kleinen Bruchteil aus dem an sich schon so reichen Kapitel intrazellularer Symbiose dargestellt, und nicht, wie wir annehmen möchten, unbeschadet mancher noch möglichen Überraschung, wenigstens den prinzipiellen Charakter derselben einigermaßen erschöpfend gekennzeichnet. Da das Buch infolge der Zeitumstände in Deutschland nur wenig bekannt geworden sein dürfte, und wir uns notwendig mit den Vorstellungen seines Verfassers auseinandersetzen müssen, sei zunächst das für uns Wesentliche aus seinem Inhalt mitgeteilt. Ausgehend von seinen Befunden über symbiontische Mikroorganismen in den holzfressenden Raupen von Schmetterlingen, die wir schon früher gewürdigt haben, und hinweisend auf ähnliche nur zumeist weniger deutliche Vorkommnisse bei anderen Insekten, erweitert sich für ihn das Gebiet der Symbiose auch auf alle Wirbeltiere, denn es gelingt ihm, aus Geweben der verschiedensten Tiere (Amphibien, Vögel, Säugetiere), die man im landläufigen Sinn als steril bezeichnet, auf gewissen Nährböden Bakterien zu züchten. Portier versichert, daß er hierbei nach allen Regeln der Kunst verfahren und daß eine Infektion der Nährböden durch Keime aus der Luft ausgeschlossen gewesen sei. Zudem sprächen eine ganze Reihe weiterer Umstände für die von ihm angenommene Herkunft. Einmal sind es fast stets die gleichen Organe, die solche Kulturen ergeben, und zwar, der Häufigkeit des Erfolges nach geordnet, Hoden, Ovar, Pankreas. Aus manchen Organen dagegen, wie Leber, lassen sich fast nie Bakterien züchten. Dabei gilt die Regel, daß dies um so häufiger gelingt, je tiefer die betreffenden Organismen in der phylogenetischen Reihe stehen, weil hier der Kontrast zwischen Umwelt und Innenleben der Symbionten immer geringer wird. Ferner kann sich Portier auf Erfahrungen Galippes (1891, 1892, 1895) berufen, der häufig Mikro-

organismen in Gonaden fand. und B. Bertrands (1901), der offenbar das gleiche Bakterium wie er selbst aus dem Hoden von Säugetieren züchtete. Gegen eine Verunreinigung der Nährböden kann man auch anführen, daß man bei allen Vertebraten dabei auf denselben Organismus trifft. oder doch auf solche, die sich morphologisch. biochemisch und färberisch sehr nahe stehen.

Was die Kulturbedingungen anlangt, so sind zu schwache Konzentrationen der Flüssigkeiten schädlich. Verwendet wurde zum Beispiel gewöhnliche Bouillon mit 5 % Glycerin und 1 % Kaliumcarbonat. Lecithin und Glycerin begünstigen das Gedeihen. Die entstehenden Bakterien sind sauerstoffbedürftig und das verwandte Gewebe darf daher nicht ganz untertauchen; die Kulturen von Kaltblütlern wurden bei etwa 25°, die von Warmblütlern bei 40° gehalten. Unter derartigen Bedingungen wächst der Organismus unter Umständen sehr schnell, in 1—2 Tagen kann die Bouillon schon von einem deutlichen Schleier bedeckt sein; manchmal dauert es aber auch Wochen, bis die Bakterien in ihr erscheinen. Bei Organen. die keine Kulturen ergeben, findet man bei histologischer Untersuchung häufg im Fettgewebe Mikrokokken, die noch intrazellular liegen und sich mit Heidenhainschem Hämatoxylin intensiv färben. Derartige Zustände können sich verlängern, allmählich in typische Bakterien übergehen und als solche in das Medium austreten. Diese Periode des Austrittes ist eine offenbar kritische, denn unter Umständen beobachtet man, daß solche Bakterien oder auch noch Kokkenstadien wohl frei werden und sich deutlich mit Gram färben, aber nicht zu gedeihen vermögen. Auch ein Überimpfen ist dann vergeblich. Ist diese Phase aber einmal überwunden worden, so ist es sehr leicht, die Bakterien weiterzuzüchten. Auch der Zustand des benützten Gewebes ist von Bedeutung für das Gelingen, dasselbe muß sich nämlich in einer Periode intensiver physiologischer Leistungen befinden. Am besten eigneten sich Hoden von Tauben und von jungen Hühnern; auch der Teil des Ovars, der noch junge Eier enthält, gibt gute Resultate.

Hinsichtlich der Gestalt des Bakteriums teilt Portier mit, daß es in den gebräuchlichen Nährmedien ein Bakterium von mittlerer Länge darstellt. Aber unter spezifischen Bedingungen ändert es insofern stark sein Aussehen, als es etwa zu kurzen Stäbchen wird und da und dort zur Kokkenform übergeht, oder auf anderen Böden Kokken von sehr ungleicher Größe entstehen, deren größte Kügelchen mit hellen Zentren, ähnlich den Vakuoliden

Dubois' darstellen. Durch Veränderung des Milieus in bestimmter Weise kann man diese Zustände wieder veranlassen, kurze, sehr bewegliche Stäbchen zu bilden, die schließlich zu langen, unbeweglichen Fäden von beträchtlicher Länge auswachsen. Bei Zusatz von Spuren eines Antiseptikums treten Involutionsformen auf, derart, daß die Bakterien in Fragmente von wechselnder Gestalt und Größe, manchmal in Teilchen, die an der Grenze der Sichtbarkeit liegen, zerfallen. Auch das makroskopische Aussehen der Kulturen ist ein nicht minder wechselndes. Auf gewöhnlichen Böden (Bouillon) bilden sie einen ziemlich zusammenhängenden, manchmal gefalteten Schleier, der nach energischer Behandlung, etwa Kochen in Chloroform, ein mehr wachsiges Aussehen bekommt. In anderen Nährlösungen stellen sich homogene Kulturen ein; auf fester Unterlage aber beobachtet man ein bald weißliches, bald graues oder rosafarbenes mehr oder weniger gefälteltes Häutchen.

Ihre physiologischen Merkmale wurden eingehend studiert. Je nach der Herkunft des Stammes wechselt das Temperaturoptimum, bei Bakterien aus Batrachiern liegt es bei ca. 25°, bei solchen aus Warmblütlern bei 42—45°. Nach einer Anzahl Passagen passen sich aber alle an eine höhere Temperatur an. Ein Stamm, der sich vorher bei mehr als 35° nicht züchten ließ, gewöhnt sich, wenn man ihn unter allmählicher Temperaturerhöhung hinreichend oft überimpft, schnell an 40, 50, ja 60 und 65°. Überhaupt sind die Organismen gegen hohe Temperaturen sehr widerstandsfähig. Frisch isoliert werden sie im Feuchten schon durch eine unter 100° liegende Hitze getötet. Aber nach einigen Übertragungen muß man schon 115° anwenden, um sie zu töten. Im trockenen Zustand leisten die Bakterien frei oder in das Fettgewebe eingeschlossen noch einer Temperatur von 140—150° Widerstand. Erst wenn 150° eine halbe Stunde lang einwirken, scheinen sie stets den Tod zu finden. (Galippe [1918] beobachtete, daß auch im Feuchten mehr als 120° ausgehalten werden, Portier jedoch niemals.) In absolutem Alkohol, Chloroform usw. untergetaucht, vermögen die Bakterien mehrere Monate zu leben (mehr als 14 Monate zum Teil). Sorgfältig entwässert, kann man sie in absolutem Alkohol, Chloroform oder Aceton kochen, und auf 120° erhitzen, ohne sie zu töten, ja derart energisch bearbeitet, ergeben sie besonders gut auf Bouillon gedeihende Kulturen! Portier meint, daß diese Resultate, so überraschend sie auch seien, doch über jeden Zweifel erhaben wären, und von den Bakteriologen zunächst mit Skepsis aufgenommen, seien

sie von allen, die sie nachprüften, bestätigt worden. Es sind jedoch nur die Sporen, welche eine solche seltsame Widerstandskraft besitzen.

Durch solche Gewaltmittel werden die einzelnen Stämme einander genähert und erhalten die gleichen biologischen Eigenschaften.[1] Dauern die schädigenden Einflüsse lange, so treten Involutionserscheinungen auf; auch hat eine zu lange Einwirkung im Gefolge, daß die Kulturen stark verzögert auftreten. So entsteht nach Eintauchen eines Bakterienschleiers für 24 Stunden in Jodtinktur und nachfolgender Waschung in Alkohol eine Kultur erst nach sieben Tagen, nach Behandlung mit 20 % Formalin erst nach zehn Tagen. Jedenfalls übersteigt diese Widerstandsfähigkeit bei weitem alles, was man in dieser Richtung bisher kennt.

Auch mit einer Prüfung der chemischen Eigenschaften der Bakterien hat Portier begonnen. Unter ihrem Einfluß ergeben die Kohlehydrate sehr oxydable Körper, die die Fehlingsche Lösung bei normaler Temperatur reduzieren. Glycerin wird in einen Zucker umgewandelt, in Dioxyaceton, eine sehr leicht oxydable und assimilierbare Substanz. Auch die Veränderungen, die die Fettsäuren erleiden, werden in den Kreis der Studien gezogen, die hinsichtlich der synthetischen Fähigkeiten der Bakterien noch in den Anfängen stehen. Hiervon sei nur erwähnt, daß sie bei Gegenwart von Nitrat und Saccharose von bestimmter Konzentration ein scheinbar dem Glykogen nahestehendes Polysaccharid aufbauen.

In dieser Richtung verspricht Portier noch weitere Untersuchungen; schon jetzt hat er die Überzeugung gewonnen, daß jedenfalls der großen morphologischen Plastizität eine ebensolche physiologische entspricht.

Einen wesentlichen Beweis für seine Auffassung von der Herkunft und dem Charakter der Bakterien sieht er darin, daß sie sich sogar wiederholt in sehr großen Mengen unter die Haut, in das Blut oder die Lymphbahnen einführen lassen, ohne daß irgendeine Reaktion erfolgt, daß sie also völlig unschädlich sind.

Wenn es sich bei diesen in vielfacher Hinsicht nun wohl charakterisierten Organismen wirklich um ursprüngliche Insassen der tierischen Gewebe handelt, so müssen wir natürlich vor allem darnach fragen, wie sie in diesen histologisch in die Erscheinung treten und ob sich hier Befunde anreihen, die in der Lage sind,

1) Aus gewissen Insektenlarven hat Portier zwar nicht identische, aber ähnliche Bakterien gezogen, die aber bis jetzt nicht näher untersucht wurden.

die an sich so fremdartige Vorstellung zu stützen. Auf der Suche nach einer Antwort darauf kommt Portier auf die Mitochondrien. Die im Plasma aller möglichen, vielleicht sämtlicher tierischer und pflanzlicher Gewebs- und Geschlechtszellen vorhandenen Mitochondrien stellen seiner Meinung nach nichts anderes als symbiontische Bakterien dar. Bis dahin hielt man im allgemeinen jene bald stäbchen- und fadenförmigen, bald Körnchen und Körnchenketten bildenden Gebilde für wesentliche Differenzierungen des Zellplasmas. Soweit wir darüber unterrichtet sind, sind es vornehmlich Organelle, die die wesentlichen synthetischen Aufgaben der Zelle erfüllen, Fette, Pigmente, Stärke, alle möglichen Sekrete und Zelldifferenzierungen liefern. In der Pflanze sind sie ferner dadurch noch besonders bedeutsam, daß sie die Leukoplasten, Chloroplasten und Chromoplasten nach dem einstimmigen Urteil einer Reihe von Forschern aus sich hervorgehen lassen. Die Gründe, die Portier für seine Deutung anführt, sind morphologischer und physiologischer Natur. Er weist darauf hin, daß auf den ersten Blick eine zweifellose Ähnlichkeit zwischen den beiden Bildungen besteht, die auch anderen Forschern schon aufgefallen sei. Die gleiche Formenreihe begegnet uns hier und dort, die gleiche Fähigkeit aus einer Gestalt in die andere überzugehen. Er zitiert Fauré-Fremiet, einen Kenner der Mitochondrien: „Les mitochondries présentent à ce stade un aspect bactèroide remarquable“. Guillermond, dem wir hervorragende Arbeiten über die pflanzlichen Mitochondrien danken: „on a l'illusion qu'il s'agit de bactèries“, er beruft sich auf Altmann, der in den von ihm zuerst aufgezeigten Zellgranulis, die sich nach unserem heutigen Wissen im großen und ganzen mit den Mitochondrien decken, Elementarorganismen im eigentlichen Sinn des Wortes sehen wollte, einfachst gebaute Lebewesen von der Organisationshöhe der Bakterien, die eine innige Vergesellschaftung mit der tierischen Zelle eingegangen haben. Er hätte die Liste solcher Zeugen noch beträchtlich erweitern können. Schon van Beneden schreibt von den stäbchenförmigen Einschlüssen, die er in den Furchungszellen des Kaninchens findet, daß ihre Ähnlichkeit mit Bakterien eine so weitgehende sei, daß ein Bakteriologe kaum zögern würde, sie als solche zu bezeichnen; und Mercier sagt von den Mitochondrien und ihrer Vermehrungsweise, daß man, wenn sie nicht so genau bekannt wären, versucht sein würde, sie manchmal für Bakterien zu halten.

Endlich greift auch Mewes (1918) ganz unabhängig von Portier den Altmannschen Gedanken, den er anfangs zurück-

gewiesen hat, wieder auf, gesteht, daß er es heute für sehr wohl möglich hält, daß die Mitochondrien weitangepaßte symbiontische Bakterien seien, und erinnert daran, daß wir mit einer langen Vergangenheit dessen rechnen müssen, was uns heute als Zelle entgegentritt.

In physiologischer Hinsicht kann Portier sich zunächst auf die Fähigkeit der Mitochondrien, sich bakterienartig durch Querteilung zu vermehren, berufen. Ferner zieht er die Angaben von Romieu (1911) und anderen heran, nach denen sie eine selbständige Beweglichkeit haben sollen. Vor allem aber entspricht natürlich die Tatsache, daß eine so einheitliche Bildung, wie die Mitochondrien, in der mannigfachsten Weise in den Stoffwechsel der Zelle eingreift, den Anforderungen, die er angesichts der von ihm studierten hochgradigen physiologisch-chemischen Plastizität der fraglichen Bakterien auch an ihren intrazellularen Zustand knüpfen muß.

Den zwingendsten Beweis für die vermutete Identität würde es natürlich darstellen, wenn man die Möglichkeit einer Kultur unzweifelhafter Mitochondrien nachweisen könnte. Portier behauptet dies ohne zu zögern. Betreffs der Pflanzen erinnert er daran, daß man die Bakterien aus den Leguminosenknöllchen zu kultivieren gelernt hat, und macht sie vorher zu Mitochondrien, da sie nach der Regaud'schen Mitochondrienmethode ganz wie solche vorzüglich darzustellen sind; ferner bringt er es, auf Grund gleicher technischer Erfahrungen mit den Symbionten aus den minierenden Schmetterlingsraupen auch fertig, deren künstliche Kulturen als Beleg anzuführen. Was die Wirbeltiere anlangt, so verweist er auf seine oben referierten bakteriologischen Erfahrungen hinsichtlich der normalen Sepsis gesunder Organe, aus denen er aber auch den Schluß zieht, daß sich nicht alle Mitochondrien kultivieren lassen, da diese sich ja auch in Organen finden, die keine Kulturen ergaben. Wo diese dagegen leicht gelangen, da glaubte er die Bakterien auf das den Organen anliegende Fettgewebe zurückführen zu müssen. Er erklärt sich das so, daß in der Regel die spezifischen Leistungen während des intrazellularen Lebens sie in eine derartige Abhängigkeit gebracht haben, daß eine Explantation nicht mehr möglich ist. Gehen ja überhaupt ständig nach seiner Vorstellung Mitochondrien-Symbionten an ihrer Funktion zugrunde, so daß ein steter Ersatz nötig wird. Dieser soll nun nicht durch Teilung schon vorhandener, unverbrauchter Genossen gestellt werden, sondern sich aus fortwährend neu mit der Nahrung aufgenommenen Bakterien

rekrutieren. Portier ist der Meinung, daß diese insonderheit mit den Fetten aufgenommen werden, und daß von solchen umhüllte Mitochondrien mehr denn andere den Einschlüssen des Wirtsorganismus entzogen sind, daher gewissermaßen frisch bleiben und deshalb leichter zum Ausgangspunkt extrazellularer Kulturen werden. Tatsächlich meint er im Fettgewebe bei genauem Zusehen zweierlei Mitochondrien unterscheiden zu können, solche, die der Fettbildung dienen und sich darin erschöpfen, und andere, die daran nicht teilnehmen und die vermutlich die frisch eingeführten darstellen. Bilder gibt er hierzu leider keine, bei „vielen Wirbellosen" sind letztere von überraschender Deutlichkeit, z. B. den Blattiden, womit der Bacillus cuenoti Merc. gemeint ist, mit dessen Schicksalen wir uns früher ja eingehend beschäftigt haben. Diese Hypothese vom Mitochondrienersatz auf dem Wege des Darmkanals wird noch weiter ausgesponnen. Aus der Reserve im Fettgewebe treten sie nach Bedarf an die Stellen lebhaften Verbrauches, mit ihnen muß der Wirtsorganismus vor allem auch in Zeiten auskommen, in denen Nahrungsmangel eintritt oder gar, wie während der Puppenruhe der Insekten, der Körper unter Umständen für lange Zeit sich gegen die Umwelt abschließt und trotzdem eine Periode neuen Aufbaues durchmacht.

Der nächste Schritt, den Portier im Anschluß an derartige Überlegungen tut, besteht darin, daß er die Erfahrungen über die Vitamine an seinen Vorstellungen über eine stets nötige Neuversorgung des tierischen Körpers mit Bakterien mißt. Die mannigfachen Beobachtungen, daß Tiere mit steriler Nahrung nur kümmerlich gedeihen oder ganz zugrunde gehen, sind für ihn natürlich leicht verständlich. Die mit dem Sterilisieren zerstörten oder mit dem Schälen des Reises oder der Hülsenfrüchte etwa entfernten lebenswichtigen Stoffe, über die man sich bis jetzt keine gesicherte Vorstellung zu machen vermochte, sind mit den Bakterienmitochondrien identisch. Avitaminose wird gleichbedeutend mit Asymbiose. Mannigfache Ergebnisse auf dem Gebiet der Vitamine sollen sich durch die Erfahrungen Portiers an den von ihm studierten Bakterien aufklären lassen. Weill und Mouriquand fanden bei allen ihren Sterilisationsversuchen, daß die Temperatur 120° erreichen müsse, also eine Höhe, die mit der harmoniert, die Portier für seine Symbionten als im Feuchten tödlich gefunden hatte. In Alkohol ausgekochtes Brot enthält die Vitamine nicht mehr, den Rückstand aus dem Alkohol aber dem Brote zugefügt, bleibt das

Brot lebenerhaltend, nach Portier sind damit eben die so sehr widerstandsfähigen Symbionten extrahiert worden. Einen schlagenden Beweis für eine Hypothese von so weittragender theoretischer wie praktischer Bedeutung würde es natürlich darstellen, wenn eine Gesundung von an Avitaminose leidenden Tieren sich durch Darreichung von ganzen künstlichen Symbiontenkulturen ebenso erreichen ließe, wie durch Beimengung der ungereinigten Teile der Nahrung (Schalen usw.). M. Bierry und Portier (1918) haben solche Experimente angestellt. Auf die Bakterieninjektionen hin hörten tatsächlich die charakteristischen Störungen der Avitaminose, Bewegungsunfähigkeit u. dgl., rapide auf, durch wiederholte derartige Gaben konnten junge Ratten, die sich bereits im Zustand schwerer Karenzerscheinungen befanden, wieder ganz gesund gemacht werden.

Auch die z. T. selbst für das gleiche Objekt sehr widerspruchsreichen Angaben über die Möglichkeit sterilen Lebens niederer und höherer Tiere klären sich nun auf. Wo trotz steriler Nahrung und Umwelt die Tiere gediehen, war die Temperatur, die zur Sterilisation verwendet worden war, eben nicht hoch genug, nicht 120° erreichend, oder hat sonst der Experimentator nicht der ungewöhnlichen Widerstandsfähigkeit der Symbionten Rechnung getragen und eine Avitaminose konnte gar nicht eintreten.

Was die Möglichkeit der Pflanzen, sich mit Mitochondrien-Symbionten neu zu versorgen betrifft, so stößt Portier hier natürlich angesichts ihrer Ernährungsweise auf einige Schwierigkeiten. Er hilft sich so, daß er sich vorstellt, die ein- oder zweijährigen würden wohl mit dem Vorrat, den sie in dem Samengewebe mitbekommen, ausreichen. Besonders schnellwüchsige Pflanzen mit raschem Symbiontenverbrauch aber würden sich auf sehr merkwürdige Weise solche von außen verschaffen. Die zahlreichen Mykorrhizaeinrichtungen, die wir kennen, bei denen zum Gedeihen nötige symbiontische Pilzmycelien in das Wurzelgewebe eindringen und hier zum Teil verdaut werden (Orchideen u. a.), würden dazu dienen, indem ihre Mitochondrien von der Wirtszelle übernommen werden!

Wenn man Tiere fände, die in der Natur sich von sterilem Futter ernährten, so würde das auf den ersten Blick einen schweren Einwand bedeuten. Portier ist der Meinung, daß es solche gibt, aber gerade sie stellen für ihn die vollkommensten Bestätigungen dar. Die Nahrung der in Blättern minierenden und von der Außenwelt durch die Epidermis stets streng abgesonderten In-

sektenlarven ist für ihn nicht steril, sie beziehen aus dem Parenchym der Pflanze Mitochondrien in Fülle; wohl aber soll das für die Holz, Horn, Wachs oder Pflanzensäfte zu sich nehmenden Insekten gelten. Jedoch solche Formen tragen eben dann wahrhaftige „Symbiontenfabriken“ in sich, und damit kommt Portier auf die unzweifelhaft fremden Organismen in den Insekten zu sprechen, die uns bisher beschäftigten, die Symbionten der Anobien, der Hemipteren usw., allerdings ohne unser Wissen hierüber auch nur annähernd zu überschauen. Nach ihm ist die Aufgabe dieser Organismen eine doppelte, einmal besitzen sie physiologische Fähigkeiten, die dem Tier abgehen und die von ihm so ausgenützt werden können, setzen also z. B. an Stelle des Holzes Eiweißkörper, welche die von ihm studierten Schmetterlingsraupen sich durch Phagocytose zuführen, oder bauen bei den Cicadarien und Phytophthiren gewisse Substanzen aus dem Saft auf. Aber neben diesen Aufgaben stellen sie vor allem Lieferanten von Mitochondriensymbionten dar und dieser bemächtigt sich das Wirtstier durch die Verdauung der Gäste. Nur so ist es ihm möglich gemacht, dem Zustand der Avitaminose zu entgegnen. Der Fall der Anobien, wo die Symbionten, die also nach Portier in sich wieder Symbionten tragen, auf einen kurzen Darmabschnitt beschränkt sind, bedarf für ihn einer besonderen Deutung. Die Einrichtung soll damit zusammenhängen, daß die Anobien bald sich normal ernähren, wobei der symbiontenfreie Mitteldarm allein arbeitet, bald bakterienfreie Nahrung genießen, die dann durch die Vermittlung der Symbionten zugänglich wird und durch deren Mitochondrien gewissermaßen gewürzt wird. Hintereinander kommen solche Zustände bei Termes lucifugus vor, wo die holzfressenden Arbeiter einen beträchtlich erweiterten Enddarm besitzen, dessen Lumen von Trichonymphiden wimmelt, die zwischen den Holztrümmern leben. Feytaud (1912) kommt zu dem von vornherein wahrscheinlichen Schluß, daß diese Ciliaten es offenbar sind, die die Verdauung des Holzes erst möglich machen. Auch die Geschlechtstiere besitzen zunächst diese Differenzierung des Enddarms, wenn sie aber nach der Neugründung einer Kolonie von den Arbeitern mit einem drüsigen Sekret ernährt werden, schwindet die Erweiterung und ihr Inhalt völlig und der Enddarm wird zu einem gewöhnlichen ausleitenden Rohre.

Wenn Ameisen, Borkenkäfer oder andere Termiten in ihren Behausungen Pilze züchten und sich von ihnen ernähren, so sind es natürlich auch hier nach Portier die so mit aufgenommenen,

unverdaut bleibenden Mitochondrien, die neben den eigentlichen Nährstoffen für die Insekten besonders bedeutsam sind.

Portier schließt diesen Abschnitt, der für ihn das experimentum crucis seiner Hypothesen enthält, mit der Gewißheit: la théorie a resisté victorieusement à cette épreuve. Elle se trouve étayée de preuves nouvelles et de grande valeur."

Wir sind noch keineswegs am Ende mit den Konsequenzen, die Portier aus seinen Anschauungen zieht. Er legt sich auch noch die Frage vor, ob sich nicht auch die eben aufgenommenen Mitochondriensymbionten auf der Wanderung vom Darm zu den Stätten, wo sie — im Fettgewebe vornehmlich — vorläufig zur Disposition gestellt werden, nachweisen lassen. Er glaubt sie tatsächlich in den merkwürdigen, zumeist stäbchenförmigen Einschlüssen des Blutplasmas wiederzufinden, die man schon längere Zeit kennt. Es sind das als Blutplättchen oder Haematoblasten bezeichnete, kernlose Gebilde, die vornehmlich von Aynaud (1909 bis 1913) studiert wurden; ihre Größe ist sehr wechselnd, bald erreichen sie, ja übertreffen sie den Durchmesser eines roten Blutkörperchens, bald sind sie nur $^{1}/_{3}$ so lang; leicht gehen sie, gleich Bakterien und Mitochondrien, in Kokkenform über. Nach Aynaud färben sie sich wie Chromatin, nach Retterer (1915) zeigen sie die gleichen färberischen Reaktionen wie die Mitochondrien. Daß sie viel länger als rote und weiße Blutkörperchen verborgen geblieben sind, rührt davon, daß ihr Lichtbrechungsvermögen mit dem des Blutplasmas nahezu identisch ist. Sie sollen eine selbständige oszillierende Beweglichkeit besitzen (Aynaud). Ihre Zahl ist proportional der Intensität des Stoffwechsels, bei kleinen Arten zahlreicher, ebenso bei jungen Tieren und in Embryonen. Hunger bringt eine merkliche Verminderung mit sich. In der Lymphe und im Chylus fehlen sie ganz. Aynaud kommt zu dem Schluß, daß wir ihre eigentliche Bedeutung nicht kennen, und Portier ist auch der Meinung, daß mit einer eventuellen Beteiligung an der Koagulation des Blutes im Reagenzglas ihre Rolle jedenfalls nicht erfüllt sei. Daß Aynaud selbst zugibt, daß ihre Ähnlichkeit mit Bakterien eine frappante ist und man zunächst an eine Infektion mit Mikroben denken könnte, kann ihn natürlich in seiner Hypothese, in ihnen wandernde Symbionten zu sehen, nur bestärken. Dazu kommt noch, daß Courmont und André (1908) mitteilen, daß sie diese Stäbchen in vitro kultivieren konnten! Retterer hält sie für letzte Entwicklungszustände von Mito-

chondrien, Degenerationszustände, die ihr Bildungsplasma verlassen haben. —

Portier türmt immer neue Stockwerke auf sein Hypothesengebäude, auch auf das Problem der Befruchtung, insbesondere der Entwicklungserregung und der normalen und künstlichen Parthenogenese fällt nach ihm neues Licht. Ausgangspunkt seiner Überlegung ist hier die nach ihm einwandfrei festgestellte Tatsache, daß die Eizelle ungleich ärmer als das Spermatozoon an Mitochondrien-Symbionten ist. In ihr haben sie sich im Dienste der Dotterbildung aufgeopfert, was nicht zugrunde gegangen ist, ist im Gefolge der vielen Teilungen mehr oder weniger degeneriert. In alle Spermien gehen aber bekanntlich relativ reichliche Mengen von solchen ein und werden hier hinter dem Kopfabschnitt, meist in Form einer Hülle um den Schwanzteil, deponiert, die bei der Befruchtung im Eiplasma frei werden und sich mit den weiblichen Mitochondrien vereinen. Für Portier bedeutet das, daß so dem Ei lebenswichtige, unverbrauchte Symbionten zugeführt werden und in einer solchen Auffrischung des Symbiontenbestandes sieht er eine ganz wesentliche Aufgabe der Befruchtung, die der gleichzeitigen Mengung der Erbmasse an Bedeutung nicht nachsteht. Die Tatsache, daß die Eier vieler Tiere trotzdem in der Lage sind, sich ohne Zutritt eines Spermatozoons parthenogenetisch zu entwickeln, macht Portiers Phantasie keine Schwierigkeiten. Solche Eier bewahren sich entweder einen Vorrat noch unverbrauchter Symbionten oder bekommen ihn rechtzeitig. Die vielstudierten und umstrittenen Dotterkerne stellen nichts anderes dar, als solche Reserven. Er verweist auf alte Angaben über gelegentliche Parthenogenese bei den Spinnen und auf die Auffassung Fauré-Frémiets (1910), nach der bei diesen klassischen Objekten für Dotterkerne diese durch die Tätigkeit eines Mitochondrienhaufens aufgebaut werden. Fauré-Frémiet stellt sich vor, daß die vielen konzentrischen Lamellen, die sich um ein zentrales Bläschen legen und die so entstehende mächtige Kugel gegen das übrige Plasma scharf abgrenzen, von den sich verbrauchenden Mitochondrien zusammengesetzt werden, Portier aber, der hier eigene Untersuchungen angestellt, meint, daß die Mitochondrien im Dotterkerne sich jedenfalls als solche erhielten, seien nun die Hüllen Produkte des Plasmas oder unter Anteilnahme der Mitochondrien entstanden, und daß es Aufgabe der Lamellen sei, eine isolierende Kapsel zu bilden, die die frische Reserve von den übrigen im Plasma tätigen Genossen

scheidet. Im Falle einer parthenogenetischen Entwicklung wird auf sie zurückgegriffen, sonst sind sie überflüssig und erhalten sich darum auch bei manchen Spinnen merkwürdig unverändert bis in die fertige junge Spinne hinein. Portier will sogar Kulturen der Dotterkernbakterien in situ bekommen haben, wobei dann die Kapsel von solchen wimmelte. Die Lamellen werden dabei offenbar progressiv verdaut und die Bakterien treten schließlich auch ins Plasma über. Leider gibt er über Einzelheiten der Methode hierbei nichts an. Schon Balbiani hat übrigens (1893) durch Druck auf die Dotterkerne eine Menge Stäbchen zum Vorschein gebracht.

Die älteren Autoren haben den Dotterkern für einen Kern im wahren Sinn des Wortes gehalten — Balbiani denkt ihn durch Knospenbildung vom Eikern entstanden — und sich deshalb vorgestellt, daß er irgendwelche besondere, mit dem Eiwachstum zusammenhängende kernähnliche Funktionen besitzt. Dadurch gewann die Struktur eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Makronukleus der Infusorien, den man allgemein als einen einseitig in der trophischen Richtung spezialisierten echten Kern ansieht. Portier macht hierin eine Ausnahme; ausgehend von dieser Parallele mit dem Dotterkern, die für ihn ja eigentlich nicht mehr zu Recht bestehen kann, erklärt er auch den Makronukleus für ein vermutliches Reserve-Chondriom, also eine dicht verbackene Masse symbiontischer Bakterien!

In anderen Fällen sollen die noch lebensfrischen, zur Parthenogenese befähigenden Mitochondrien auch diffus im Eiplasma verteilt sein, es wird an die wechselnden Gestalten der Dotterkerne und an die als „Bakterioiden" in den Eiern vieler Tiere beschriebenen Körperchen erinnert (bei Insekten, Myriapoden, Fischen, Amphibien, Vögeln und Säugetieren).

Besonders deutlich aber erscheint die doppelte Aufgabe des Spermiums bei der Insektenparthenogenese, dort, wo in Gestalt der Symbionten (in unserem Sinne) Mitochondrienfabriken eingerichtet sind. Portier referiert die alte (allerdings völlig irrige) Darstellung Balbianis von dem Übertritt einer pseudovitellushaltigen Zelle in das parthenogenetisch sich entwickelnde Ei der Aphidensommergenerationen und sieht hierin gewissermaßen die Befruchtung mittels eines nur aus Schwanzteil bestehenden Spermiums, d. h. eine die Entwicklung erst ermöglichende Überimpfung von frischen Mitochondrien-Symbionten.

Werden aber Eier von Tieren, die unter normalen Bedingungen eine Entwicklung ohne Befruchtung nicht kennen, bei denen also alle Mitochondrien sich in einem zwar nicht funktionsuntüchtigen, aber ruhenden Zustand befinden, durch künstliche Eingriffe physikalischer oder chemischer Art zur Parthenogenese angeregt, so heißt das nichts anderes, als daß durch diese die Symbionten aufs neue stimuliert werden. Sah ja Portier nach allen möglichen brutalen Beeinflussungen die Teilungsintensität seiner Kulturen sich besonders steigern und kehren ähnliche Mittel auch unter den mannigfachen entwicklungserregenden wieder. Wo aber alle Symbionten in eine definitive Degeneration verfallen sind, da können auch solche Mittel nicht mehr helfen, da ist nur noch eine „biologische Parthenogenese“ möglich, d. h. es müssen auf irgendeine Weise neue Symbionten künstlich von außen eingeführt werden. Hierher gehören die Versuche Bataillons, der Amphibieneier zur Entwicklung brachte, wenn er sie derart anstach, daß etwas von der umgebenden Körperflüssigkeit, insbesondere Blut, mit in das Ei eindrang, oder die Experimente O. Hertwigs an Kröteneiern, denen radiumbestrahlte Spermien zugefügt wurden und in denen dann der Kernteil der Spermien sich nicht mehr entfaltete, wohl aber der plasmatische Teil (Cytozentrum nach O. Hertwig, Mitochondrien nach Portier) wirksam blieb, also etwas erreicht wurde, was im Grunde mit der „Befruchtung“ durch Symbionten bei den Insekten wesensgleich ist.

Portier kommt auf solche Weise dazu, nicht mehr in der Amphimixis der Geschlechtskerne bei der Befruchtung das Bedeutsamste dieses Aktes zu erblicken, sondern in der verjüngenden Amphimixis der Mitochondrien, die allein unerläßliche Bedingung zur Entwicklung des Eies sei. Schließlich zieht er auch noch das Krebsproblem in den Bereich der Symbiose und stellt sich vor, daß es sich dabei um eine Störung des symbiontischen Gleichgewichtes in der Zelle handelt, eventuell auch durch ungenügend angepaßte Bakterien verursacht.

Wir haben dem Buche Portiers aus mehrfachen Gründen einen breiten Raum gegeben; handelt es sich ja dabei nicht nur um einen flüchtig ausgesprochenen Gedanken, sondern um ein hochaufstrebendes Ideengebäude, dessen Architekt unzweifelhaft großes Geschick und eine seltene Phantasie bekundet. Die Phantasie aber ist es, die vorausspähend Ziele festlegt und dem bedächtigen Forscher Wegmöglichkeiten aufweist. Und die junge Symbiontenforschung

befindet sich auf einem solchen Stadium, wo sie ausschauen muß, wohin der Weg weitergeht; ein Buch, das sich zur Aufgabe gemacht hat, die zersplitterten Kräfte zu sammeln und zu ordnen und dem Fortschritt den sicheren Boden zu bereiten, muß sich mit einem derartigen Dokument notwendig auseinandersetzen. Von besonderer Wichtigkeit ist diese Auseinandersetzung auch deshalb, weil einmal dadurch Gelegenheit gegeben wird, eine prinzipiell wichtige Frage zu klären, die schon längere Zeit durch die Untersuchungen an Symbionten sich hinschleicht und in der letzten Zeit da und dort auftauchend für die Zukunft eine entscheidende Bedeutung besitzt, die Frage nach den Beziehungen der Mitochondrien zu Bakterien, und dann, weil Portiers Buch tatsächlich nur das letzte Glied einer ganzen Reihe von Versuchen darstellt, die Zelle höherer Pflanzen und Tiere als ein durch symbiontische Synthese entstandenes Gebilde zu deuten. Der erste, der Anschauungen vertreten hat, die sich in vielem mit denen Portiers decken, war ebenfalls ein Franzose, Béchamp, der in seinem Buche „Microzymas" (1875) die Vorstellung entwickelte, daß in allen lebenden Organen Mikrokokken vorhanden seien, die er Mikrocyme nennt und die als wesentliche Bestandteile der Gewebe in deren Chemismus eine bedeutsame Rolle spielen sollen. Sie sollen das Leben der Zelle überdauern können und eine außerordentliche Anpassungsfähigkeit besitzen. Wer sich für die viel angefochtene Schule Béchamps interessiert, sei auf Galippes Broschüre „Parasitisme normal et Microbiose" (1917) hingewiesen, in der diese Vorstellungen zu neuem Leben erweckt werden. Portier erwähnt merkwürdigerweise Béchamp mit keinem Wort, obwohl er Galippes Veröffentlichung zitiert. Wir haben ferner schon Gelegenheit gehabt, auf Altmanns Hypothese von den Elementarorganismen zu verweisen, und erwähnten gelegentlich der Convoluta-Symbiosen, wie Haberlandt es für möglich hielt, daß symbiontische Algen sich so weitgehend an tierische Gewebe anpassen, daß sie nur noch den Charakter von Zellorganellen bekommen. Den ersten Schritt in einer solchen Richtung tat schon Schimper (1885), der, als er den hohen Grad von Selbständigkeit erkannte, den die Chromatophoren in der Pflanzenzelle bewahren, daran dachte, daß diese vielleicht ähnlich den Algen im Flechtengewebe als ursprüngliche Algen in die von Haus aus farblosen Zellen eingewandert seien. Seitdem sind ähnliche Hypothesen immer wieder aufgetaucht. Mereschkovsky (1905) wollte, was bei Schimper ein origineller

Einfall geblieben war, weiter ausbauen und insbesondere dadurch stützen, daß er innige Beziehungen zwischen Chromatophoren und Zoochlorellen und Zooxanthellen annahm, die tatsächlich in keinem Punkte bestehen. Die Pflanzenzelle ist für ihn nichts anderes als eine Tierzelle, in die Cyanophyceen (!) eingedrungen sind. Famintzins Ideen (1907) bewegen sich in ähnlicher Richtung. Für ihn stellen die Flechten als durch Synthese zweier fremder Organismen entstandene neue höhere Lebewesen den Ausgangspunkt dar. Die Tatsachen der Mykorrhiza und der Algensymbiosen zeigen ihm, daß ähnliche Verquickungen auch anderweitig vorkommen, und diese wenigen Tatsachen genügen, um das kühne Arbeitsprogramm aufzustellen, die Pflanzenzellen in ihre farblose und grüne Komponente zu spalten, diese Komponenten dann weiter in elementare Lebenseinheiten aufzulösen und aus diesen wieder die Synthese der Zelle zu versuchen! Was diese Autoren sich noch weiter ausgesonnen hätten, wenn sie erst den Inhalt dieses Buches gekannt hätten, können wir uns ungefähr ausmalen, wenn wir an Portier denken. In ihm leben in modernerer Form diese Gedanken wieder auf. Die Bakterien, die schon Famintzin in den Kreis der Betrachtung zu ziehen aufgefordert hat, spielen nun die entscheidende Rolle, da die symbiontischen Algen aus der Diskussion ausgeschieden werden müssen, nachdem wir heute wissen, daß sich Chloroplasten usw. aus farblosen Mitochondrien differenzieren. Wenn wir die Haltlosigkeit seiner Vorstellungen darzutun vermögen, so haben wir damit der ganzen weitverzweigten Tendenz den Boden entzogen. Zunächst würden wir natürlich gerne wissen, wie das Buch in Frankreich selbst aufgenommen wurde; leider ist es aber auch heute noch recht schwer, sich in den Besitz französischer Druckschriften zu setzen, und ich bin nur an der Hand von Zitaten und Referaten in der Lage, festzustellen, daß dem Aufsehen, das es offenbar erregte, auch bereits eine mehrfache scharfe Kritik von kompetenten Seiten folgte; insbesondere erschien von der Hand Aug. Lumières geschrieben eine Gegenschrift, „Le Mythe des Symbiotes“ (1919), die einem mir vorliegenden Referat zufolge Punkt für Punkt die Anschauungen Portiers zerpflückt.

Folgen wir Schritt für Schritt dem Inhalt des Buches mit unserer Kritik, so erhebt sich vor allem die Frage, ob sein Schluß, daß die von ihm aus den Geweben gezüchteten Bakterienstämme als Symbionten in diesen gelebt haben müssen, gerechtfertigt ist. Jeder Bakteriologe wird zunächst, wenn er der Zuverlässigkeit

seiner Methodik sicher ist, daraus den Schluß ziehen, daß sein Material nicht in dasselbe hineingehörige Keime enthalten habe. Ist es ja ohne weiteres denkbar, daß die Abwehrmechanismen, die normalerweise die Gewebe steril erhalten, insbesondere bei geschädigten Individuen gelegentlich nur mangelhaft funktionieren, so daß vor allem widerstandsfähige Sporen sich lange Zeit da und dort halten können. Nach Portier gelingen ja die Kulturen auch immer nur in einem gewissen Prozentsatz. Lumière stellt sich auf diesen Standpunkt und erinnert daran, daß verschiedene Autoren gezeigt haben, daß man, wenn man beträchtliche Mengen von Bacillus subtilis-Kulturen, die Sporen enthalten, Tieren injiziert, man sie noch nach Monaten lebend in der Leber und im Knochenmark nachweisen kann. Er selbst hat solche Versuche erneut mit Erfolg aufgenommen. Wenn er gesunden Tieren oder solchen, denen er vorher Verletzungen des Darmkanals beigebracht hatte, sporulierende Kulturen saprophytischer Mikroben, wie von Bacillus subtilis, mesentericus, sulfureus, aquaticus, zuführte, erhielt er durch Aussaat der verschiedensten Organe Bakterienzuchten, und zwar solche, die sich mit den verfütterten identifizieren ließen. Daß die Kulturen, die Portier erhielt, so verschieden aussahen und die Organismen selbst so mannigfache Gestalten zeigten, kann man auch eher als ein Argument, das nach dieser Richtung weist, verwerten, denn im allgemeinen läßt sich ja viel eher eine strenge Konstanz eines bestimmten Bakteriums auf ein und demselben Nährboden feststellen, unbeschadet seiner Herkunft und der durchgemachten Passagen. Dem Referat P. Vignes über Lumières Buch entnehme ich, daß es ihm zu zeigen gelang, daß die Kulturen der von ihm studierten saprophytischen Bakterien stets streng das gleiche Bild boten, mochten sie von verschiedenen Nährböden stammen oder durch verschiedene tierische Organe gewandert sein.

Ein wertvolles Argument für den symbiontischen Charakter der aus den Geweben gewonnenen Bakterien sieht Portier in dem Umstand, daß sie ohne schädliche Folgen in Menge eingespritzt werden können. Die gleiche Erfahrung hat aber auch Lumière mit den von ihm studierten Formen gemacht, ein Grund mehr, sie mit jenen zu identifizieren.

Jedenfalls kann man nirgends einen Beweis finden, daß Portiers Bakterien wirklich normale ständige Gäste der betreffenden Wirbeltiere sind. Müssen wir das schon auf Grund von Überlegungen und Erfahrungen, wie die voranstehenden es sind, fest-

halten, so kommt als weiteres, wichtiges Argument noch hinzu, daß der Versuch, die hypothetischen Symbionten histologisch im Gewebe des Wirtes wiederzufinden, nicht als geglückt angesehen werden darf. Eine Identifizierung der Mitochondrien mit Bakterien ist auf keinen Fall statthaft. Wir haben oben schon eine Reihe von Forschern genannt, die Ähnliches für möglich halten. Altmann hat ja neuerdings nicht nur in Portier, sondern auch in Meves einen Nachfolger erhalten. Um so notwendiger ist es, die Grenze zwischen diesen beiden Dingen zu ziehen. In Frankreich haben bereits zwei sehr sachkundige Stimmen sich entschieden gegen eine solche Deutung der Mitochondrien erhoben, Regaud (1918) und Guillermond (1918); leider konnten wir uns bis jetzt nicht in den Besitz ihrer Kritiken setzen. Auch Henneguy und Fauré-Frémiet wollen von einer solchen Identifizierung nichts wissen. Die unbestreitbaren Ähnlichkeiten, die hier vorliegen und schon oft bemerkt wurden, sind bei genauerem Zusehen rein oberflächliche; sie beruhen nur in der Form und der Vermehrungsweise.[1] Aber daraus, daß zwei Dinge rund oder stäbchenförmig sind, kann man noch keine Identität ableiten. Auf der einen Seite steht ein elementarer Organismus, auf der anderen eine elementare Struktur. Welche Form sollen solche Dinge annehmen, wenn nicht jene einfachsten der Kugel oder des Stäbchens oder Fädchens? Diese beiden Zustände begegnen uns in gleicher Weise bei den Chromosomen und bei den Teilungsorganen der Zelle wieder. Und wie sollen sie sich anders vermehren als durch Zerschnüren? Mit anderen Worten, die Identität der Konturen ist für die Bewertung solcher kleinster Teile lebendiger Substanz völlig belanglos. Wir müßten eine Identität der Struktur und eine solche im chemisch-physikalischen Verhalten verlangen, und diese ist in keinem Punkt vorhanden. Die Mitochondrien werden von allen Forschern, soweit ich sehe, als in sich homogene Körper beschrieben, an denen keine weitere Struktur mehr zu erkennen ist, in den Bakterien vermögen wir in günstigen Fällen noch einen wabigen Bau des Plasmas und charakteristische Einschlüsse nachzuweisen. Die Mitochondrien sind nach allseitiger Erfahrung äußerst hinfällige, d. h. schwer darstellbare Gebilde, die zu ihrer

1) Wenn sich die neuesten Beobachtungen von Wassermann an Mitochondrien keimender Leguminosen bestätigen, kommt es sogar vor, daß solche zu gewissen Zeiten de novo entstehen!

Deutlichmachung spezifische Fixierungsmethoden erfordern. Bakterien bleiben nach allen möglichen Fixationen und selbst nach vorausgegangener roher Behandlung noch färbbar. Insbesondere bestehen, wie auch Meves einräumen muß, ganz erhebliche Unterschiede im Verhalten gegen Säuren. In Präparaten, die uns zum Studium wirklicher symbiontischer Bakterien dienten, sind diese aufs beste erhalten und färbbar, während es unmöglich wäre, an ihnen Mitochondrien zu untersuchen.

Die neueren Mitochondrienforschungen haben uns die außerordentlichen Möglichkeiten dieser Elemente des Plasmas kennen gelehrt, wie sie sich, untereinander verschmelzend und sich chemisch umwandelnd, Fibrillen aller Art ergeben können, wie sie zu Kugeln, zu Spiralfäden, zu homogenen Hüllen in den Spermatozoen zusammenzufließen vermögen, lauter Dinge, die über den Rahmen von Veränderungen an Bakterien weit hinausgehen.

Die oberflächlichen Ähnlichkeiten beider Gebilde sind schon mehrfach der wirklichen Symbiontenforschung zur Klippe geworden; wiederholt ist uns ja begegnet, daß Mitochondrien fälschlich für Symbionten und vor allem Symbionten für Mitochondrien gehalten worden sind. Ersteres war bei den „Bakterioiden" des Anneliden-bindegewebes der Fall, letzteres ist Schneider mit den Blattiden-symbionten, Strindberg mit den Camponotus- und Formica-Symbionten passiert und vor allem auch Dubois offenbar in einer Reihe von Fällen, wenn er von Vakuoliden, die nach seiner eigenen Ansicht mit den Mitochondrien identisch sind, spricht, wo faktisch Symbionten vorliegen. Deshalb ist es doppelt nötig, auf eine reinliche Scheidung dieser beiden Elemente hinzuarbeiten. Eine Quelle der Verwechslung kann auch der Umstand werden, daß sich symbiontische Bakterien mit der Bendaschen Mitochondrienfärbung wunderschön färben, ich habe dies z. B. bei den Blattidensymbionten beobachtet, und ich halte es für keineswegs ausgeschlossen, daß heute noch die eine oder andere Struktur als Mitochondrien gebucht wird, die sich tatsächlich auf symbiontische Bakterien bezieht; insbesondere möchte man bei so manchen von Protozoenmitochondrien vorliegenden Bildern immer wieder an eine solche Möglichkeit denken, aber nimmermehr haben echte Mitochondrien mit Bakterien mehr gemeinsam als ihre ungefähren Umrisse.

Wie aber steht es mit den von Portier als weiteren Beweis angeführten Möglichkeiten einer Kultur von Mitochondrien in vitro? Er belegt sie durch den Hinweis auf den kultivierbaren Inhalt der

Leguminosenknöllchen und die Symbionten in den Lepidopteren, die sich beide mit Mitochondrienmethoden sehr schön färben ließen. Portier macht also jene beiden unzweifelhaften pflanzlichen Organismen auf Grund einer, wie wir eben schon mitteilten, höchst trügerischen Reaktion erst zu Mitochondrien und schließt dann aus ihrer Kultivierbarkeit auf den Bakteriencharakter zurück. Mit solchen Taschenspielerkünsten wird er nur Lächeln erwecken, aber niemand von dem überzeugen, was er möchte. Und wie beweist er die entsprechende Fähigkeit der Mitochondrien der Wirbeltiere? Durch den Hinweis auf die Zuchten, die er aus den ausgesäten Organen bekommen hat, und vergißt dabei ganz, daß er uns ja beweisen soll, daß diese mit den Mitochondrien identisch sind.

Was er über das Fettgewebe als vornehmlichen Wohnsitz frisch aufgenommener Symbiontenmitochondrien äußert, sind tatsächlich alles nur Vermutungen. Bei den Blattiden seien diese hier besonders deutlich zu erkennen; er meint die oben eingehend beschriebenen Bakterien, die in besonderen Zellen des Fettgewebes liegen. Aber sie sind alles andere als eben eingedrungen. Wir verfolgten ihre durch die Jahrtausende schon dauernde Kontinuität von Generation zu Generation durch die Eizellen hindurch; nirgends aber ergab sich hier so wenig, wie sonst bei irgendeinem Fall der innigen Symbiosen, der geringste Anhaltspunkt, daß von außen her ein Zuzug statthat. Es ist von vornherein merkwürdig, daß die wirklichen Symbionten der Evertebraten sich so eng an ihre Wirte anzupassen vermochten, daß diese sich von einer Neuinfektion jeder Generation, geschweige denn einem ständigen Nachschub unabhängig machen konnten, und daß die Portierschen Mitochondriensymbionten der Evertebraten und Vertebraten, die doch physiologisch noch ungleich enger mit dem Wirtstiere verkettet sind, einer fortwährenden Neurekrutierung von außen bedürftig sind, obwohl sie sich in beiderlei Geschlechtsprodukten finden. Darin liegt von vorneherein eine innere Unwahrscheinlichkeit.

An sich erübrigte es sich vielleicht, nachdem wir mit Lumière es für ziemlich sicher halten, daß Portiers Symbionten auf saprophytische Sporen zurückzuführen sind und eine Bakteriennatur der Mitochondrien nicht anerkennen können, seinen Gedankengängen weiterhin mit der Kritik zu folgen, aber einmal gewinnen, wenn wir die Unhaltbarkeit seiner Konsequenzen und, man darf es wohl sagen, die Leichtfertigkeit, mit der er die weittragendsten Hypothesen in die Welt setzt, aufdecken, unsere bisherigen Einwände

an Gewicht, und dann liegen gerade sie uns hier noch besonders am Herzen, weil sie sich zum großen Teil mit unserem hauptsächlichen Gebiet, den Insektensymbiosen, befassen. Sind doch seine darauf bezüglichen Schlußfolgerungen auch schon in naturwissenschaftlichen Plaudereien großer deutscher Tageszeitungen einer breiten Öffentlichkeit als neue Tatsachen vorgesetzt worden, die Pierantonis und meine eigenen Bemühungen auf dem Gebiet gegenstandslos machen.[1]

Der Gedanke, daß die Mitochondrien, die ein tierischer oder pflanzlicher Organismus mitbekommt, infolge ihrer vielseitigen synthetischen Funktionen für das Leben des Individuums nicht ausreichen, sondern eines steten Ersatzes von außen bedürfen, ist keinem der Forscher gekommen, denen wir unsere Kenntnis über diese Tätigkeiten danken; mit anderen Worten, das sorgfältigste Studium der Zelle ergibt nicht den geringsten Hinweis darauf.

Portiers diesbezügliche Vorstellungen sind reine Fiktionen, hervorgerufen durch die Lehre von den Vitaminen und genährt durch eine irrige Auffassung vom Wesen der echten Symbiosen. Wir fühlen uns nicht kompetent, um zur ersteren hier selbständig Stellung zu nehmen; handelt es sich doch dabei um ein äußerst schwieriges und vielseitiges Kapitel, das noch weit von einer einheitlichen Klärung entfernt ist. Daß die die Vitamine tragenden Stoffe bei Sterilisation ihre wertvollen Eigenschaften verlieren, muß natürlich keineswegs, wie Portier will, notwendig bedeuten, daß damit die Bakterien getötet wurden; auch wenn es sich hierbei lediglich um chemische Körper handelt, können diese durch die hohe Temperatur zerstört werden. Portier legt ferner großes Gewicht darauf, daß auf Injektionen seiner „Symbionten"kulturen prompte Heilung der Karenzerscheinungen einsetzte. Nun weiß man aber, daß auch sterile Kulturen von Hefen den gleichen Erfolg haben, und Lumière hat dies auch auf die saprophytischen Bakterien ausdehnen können! Ein Grund mehr, anzunehmen, daß die angeblichen Symbionten eben mit solchen identisch sind.

Mit den glänzendsten Beweis für seine Idee vom Mitochondrienhunger der Organismen sieht Portier darin, daß es eine ganze Anzahl Tiere gibt, die sterile Nahrung zu sich nehmen, die dann aber „Symbiontenfabriken" in sich tragen. Die Symbiosen, wie wir sie hier geschildert haben, bewertet Portier also ganz anders

1) Vgl. Kölsch, A. Der Lebensbund. Frankfurter Zeitung. 22. Juni 1919.

wie wir. Wohl leisten sie dem Wirtstier auch spezifische Dienste physiologischer Art, lösen Holzstoffe auf, Wachs, Horn usw., aber vor allem stellen die in ihnen enthaltenen Mitochondrien einen Ersatz für die sonst mit der Nahrung aufgenommenen dar, und ihrer bemächtigt sich daher ständig das Wirtsgewebe. Wohlverstanden, die Mitochondrien in den Drüsenzellen, dem Darmepithel, dem Fett, der Muskulatur, den Geschlechtszellen usf. einer Blattlaus, einer Cicade stammen von deren Symbionten! Die groteske Vorstellung ist leicht zu widerlegen. Einmal stellten wir immer wieder fest, daß in allen Fällen von Symbiose, die von Portier selbst studierten und sich auch sonst bis jetzt schlecht einfügenden abgesehen, die Symbionten nicht vom Wirte verdaut werden, die Mitochondrien also gar nicht übernommen werden können. Wenn man gelegentlich einmal den einen oder anderen Symbionten in Zerfall finden sollte, so könnte dies unmöglich hinreichen, um dadurch die nötigen Mitochondrien frei zu machen. Wo aber die Symbionten selbst schon auf der Organisationshöhe der Bakterien stehen, und dies ist ja bei einer großen Anzahl der Fall, und wo also diese selbst sich in die einzelnen Gewebe verteilen müssen, fehlen jegliche Anhaltspunkte für eine Aussaat derselben und sind diese zudem so himmelweit von den Mitochondrien verschieden, daß Portiers Annahme ganz ausgeschlossen erscheinen muß. Tatsächlich hält hier vielfach auch Portier selbst echte Symbionten und in diesen eventuell enthaltene Mitochondriensymbionten nicht streng auseinander, so identifiziert er einmal die Cossus-, Nonagria- usw. Insassen als ganze mit Mitochondrien, ein andermal nennt er sie Kryptogamen, die mit Symbionten versehen sind, ganz, wie sich die Dinge eben gerade am besten in den Gedankengang fügen. Wie schnell er mit Erklärungen bei der Hand ist, beweist seine Überlegung über Phylloxera; mit Henneguy ist er der irrigen Auffassung, daß sie keine Mycetome besäße, sofort konstatiert er, daß es in den Gallen derselben von Mikroorganismen wimmele und diese Tiere also offenbar eben keine sterile Nahrung genössen.

Und ist denn wirklich die Nahrung aller Insekten mit Mycetomen steril! Die von Cicadarien und Phytopthiren gesogenen Säfte mögen es sein, aber deshalb sind sie doch gerade wegen ihrer süßen Exkremente stets überreichlich von Bakterien und Hefen umgeben, und wir haben betont, wie diese durch den After jederzeit eindringen und im Darmtraktus üppig gedeihen können. Ist die Nahrung der vielen Leuchtmycetome besitzenden Tiere

steril oder der Camponotus- und Formica-Arten? Und wozu haben die blutsaugenden Läuse Mycetome, wo sie sich ja in geradezu idealer Weise mit den zahlreichen „Wanderstadien“ der Mitochondrien, die sich in diesem finden sollen, versorgen? Wer die Dinge nur einigermaßen durchdenkt, der muß, selbst wenn er auf dem Boden stände, daß die Mitochondrien mit Bakterien identisch sind, das Absurde einer solchen Vorstellung begreifen.

Was seine Deutung der Blutplättchen als Bakterien anlangt, so ist das ein Punkt, der für den Fernstehenden wenigstens die Möglichkeit bestehen läßt, daß diese Gebilde tatsächlich Bakterien seien. Wir müssen hier weitere Studien abwarten. Die Auffassung, daß es sich um eben frisch aufgenommene Mikroben handelt, die sich nun in die Gewebe begeben, muß aber natürlich auch für den Fall, daß sich ihre Bakteriennatur bewahrheiten sollte, aufgegeben werden.

Je höher wir die Stockwerke in Portiers Hypothesengebäude hinaufsteigen, desto luftiger werden sie. Ausgangspunkt seiner Umwertung des Befruchtungsvorganges ist die Annahme, daß die Mitochondrien im Ei ungleich spärlicher vorhanden seien als im Spermatozoon; das gehe aus allen Angaben hervor. Gerade das Gegenteil, die gewaltige Menge mütterlicher Mitochondrien im Gegensatz zu den spärlichen väterlichen hat man von Anfang an der Mewesschen Hypothese von der Rolle derselben als Erbträger des Plasmas vorgeworfen. Portier sehe sich hierzu einmal die prächtigen Bilder an, die Mewes von der Befruchtung des Ascaris- oder des Phallusia-Eies gegeben hat. Dafür, daß die im Ei vorhandenen Mitochondrien erschöpft, degeneriert seien, spricht nicht das geringste. Sie sind es ja tatsächlich in erster Linie, die nach den Ergebnissen von Mewes und Duesberg an der kommenden histologischen Differenzierung der Gewebe teilnehmen. Die ganze Ausdeutung der Parthenogenese entbehrt jeder Spur eines Beweises. Wo physiologische Parthenogenese vorkommt, soll das Ei Reserven an frischen Mitochondrien besitzen. Solche sind vor allem in den Dotterkernen vorhanden. Aber gerade von den Spinnen kennen wir keine Parthenogenese. Portier muß auf eine Angabe aus dem Jahr 1696 zurückgreifen (Blancardus), um sie zu belegen! Tatsächlich besitzen wir keine gesicherte neuere Angabe darüber, und doch sind die Dotterkerne bei den Spinnen so allgemein vorhanden. Die Häufigkeit der Parthenogenese bei den Insekten erklärt sich für Portier auf das schönste dadurch, daß diese durch

Einimpfung von Insassen ihrer Symbiontenfabrik gewissermaßen den einen wesentlicheren Faktor des Befruchtungsvorganges selbsttätig bewirken können. In Wirklichkeit treiben nur wenige Insekten mit Mycetom wenigstens zu gewissen Zeiten Parthenogenese. so die Aphiden und Cocciden, alle anderen übertragen aber in gleicher Weise ihre Symbionten in die Eier, ohne daß Parthenogenese ausgelöst wird. Und wie reimt sich Portiers Auffassung mit den Fällen zusammen, in denen fakultative Parthenogenese, wie bei den Bienen, vorkommt, wobei die bald befruchteten, bald unbefruchteten Eier vollkommen gleich gebaut sind und nicht etwa verschiedenen Mitochondriengehalt besitzen?

Mit der Auffassung von der physiologischen Parthenogenese steht und fällt natürlich auch die der experimentellen. Wir haben nicht den geringsten Anhaltspunkt, daß die Mitochondrien bei den hierzu brauchbaren Tieren weniger erschöpft sind als bei anderen, und ebensowenig dafür, daß sich durch die entwicklungerregenden Eingriffe diese irgendwie verändern. Es sei den Spezialforschern auf diesem Gebiet überlassen, Portier im einzelnen zu widerlegen, wenn sie die Lust dazu haben. Das gleiche gilt von seiner Krebshypothese, seiner Betrachtung über die Wundheilung. Vielleicht wird der eine oder andere denken, wir hätten uns ohnedies schon zu lange mit Portiers Buch aufgehalten. Lumière schließt seine Abhandlung über den „Mythus der Symbionten“ damit, daß er bei allen Fehlern den ungeduldigen Drang Portiers, vorwärts zu kommen, bewundert, die Kühnheit, mit der er neue Fäden zwischen scheinbar fernliegenden großen Problemen zu knüpfen wagt. Aber ist Portiers unzweifelhaft bedeutende Phantasie wirklich von der Art, daß sie neue gangbare Wege zu zeigen vermag, daß man so manche Mängel an ihr gerne verzeihen würde? Ich glaube nicht, daß meine Leser einen solchen Eindruck gewonnen haben; mir scheint er eher etwas von der amüsanten Phantasie eines Jules Verne zu besitzen, als von dem Seherblick derer, die große Zusammenhänge erahnen.

Sein Buch kommt einem üppig ins Wasser geschossenen Wildling gleich, der an dem jungen Baum der Symbiontenforschung herausgesproßt ist, den wir — für Portier wohl allzu bedächtig und in das Einzelne gehend — haben hegen und pflegen helfen, und es war nötig, ihn beizeiten abzuschneiden, damit er nicht den erstarkenden Baum verunziere. Aber auch deshalb, daß nicht jemand auf den Gedanken käme, ob dieses Wildlings gleich den

ganzen Baum mit der Wurzel auszureißen. Lumière scheint, soweit ich es dem mir vorliegenden Referat entnehmen kann, dies tun zu wollen, denn er schreibt, daß wir bisher keinen Fall kennen, in dem ein Gleichgewicht zwischen Wirtszelle und Mikroorganismen ermöglicht würde, wie es die Theorie von den Symbionten erfordert, und verweist auf die Erfahrungen an der Orchideenmykorhiza. Immer gäbe es Kampf zwischen den beiden Komponenten, und wohl könnten gewisse Gewebe für eine Zeitlang Bakterien oder Pilze enthalten, aber sie müßten sie schließlich zerstören, wenn sie nicht selbst durch die Fremdlinge vernichtet werden wollen. Daß Portier auf solche radikale Weise der Boden seiner Hypothesen entzogen wird, können wir unmöglich zugeben. An der Tatsache, daß ein Gleichgewicht zwischen intrazellularen Bakterien und Pilzen einerseits und der tierischen Zelle andererseits möglich ist und sogar in bis vor kurzem allerdings ungeahnter Häufigkeit verwirklicht wird, kann nicht mehr gezweifelt werden, und in diesem Sinne müssen wir Portier zustimmen, daß die alte klassische Auffassung der Bakteriologen von der unbedingten Asepsis gesunder Organe einer Revision unterzogen werden muß.

VII. Schlußbetrachtungen

Die voranstehenden Seiten enthalten eine im wesentlichen wohl sicher erschöpfende Darstellung unseres augenblicklichen Wissens von der intrazellularen Symbiose zwischen Tier und Pflanze. Eine Fülle von Einrichtungen ist von der einfachen Verquickung niederer einzelliger Tiere mit Algen angefangen bis zu den komplizierten Anpassungen, durch die eine Cicade oder ein Cephalopode der Tiefsee seinen fremden Insassen entgegenkommt, an uns vorübergezogen. Bei den Protozoen, Spongien, Cölenteraten und Würmern überwogen bei weitem die Symbiosen mit Algen, bei den höheren Gruppen wurden sie im allgemeinen von solchen mit Bakterien und Pilzen abgelöst. Das hat natürlich seinen inneren Grund, denn das Leben grüner oder gelber, des Lichtes bedürftiger Algen in tierischen Wirten muß sich notwendig auf durchsichtige, infolgedessen auch zumeist kleinere Tiere beschränken, wie sie eben die genannten Gruppen enthalten. Wo feste, schützende, womöglich pigmentierte oder verkalkte Hüllen auftreten, wie z. B. bei den Arthropoden oder den Echinodermen, da dürfen wir von vornherein nicht mit der Wahrscheinlichkeit einer Algensymbiose rechnen. Bei solchen Tieren kämen höchstens noch Kiemen oder etwa tentakelartige Anhänge und dergleichen Stellen als Wohnsitze für Algen in Frage. Dazu kommt noch, daß die Algen, die die Neigung zu intrazellularem Leben besitzen, durchweg an das Wasser gebunden sind und damit dem Kreise der Algenwirte noch eine weitere einengende Grenze gezogen wird. Pilze und Bakterien kommen dagegen bei Land- und Wassertieren mit geringen Ausnahmen in gleicher Weise in Betracht und entfalten sich besonders reich in höher stehenden Tiergruppen. Daß es die Algenwirte den ihrigen nicht gleichtun können an Kompliziertheit der Einrichtungen, das liegt teils an der Natur der Symbionten, teils an der Organisation der Wirte. Denn einerseits können wir nicht nur von den Einzelligen, sondern auch von Schwämmen und Cölenteraten nicht die Bildung

eigener Algenorgane erwarten, die sich in keiner Weise mit dem Typus ihrer Organisation vereinen ließen, und andererseits würde eine zu weitgehende lokale Häufung der Algen deren Funktionen beeinträchtigen, die eine möglichst breite gleichmäßige Verteilung über das Tier hin zu ihrer möglichsten Ausnützung erfordert. Das sind die Ursachen, daß wir hier höchstens auf lokale Abneigungen und Vorlieben gestoßen sind, aber nicht auf Organe im Sinne der Mycetome. Aber auch sonst sind die Algensymbiosen viel lockerer als die meisten mit Pilzen und Bakterien eingegangenen. Die Beziehungen der Symbionten zu ihrer ursprünglichen Heimat, dem freien Wasser, sind viel innigere geblieben; der Übertritt aus dem tierischen Plasma in dieses und der Übergang vom freilebenden in den intrazellularen Zustand gehen noch mit Leichtigkeit und in weitem Umfang stets aufs neue vor sich, die Infektion der Eier und damit der definitive Verzicht auf erneuten Zuzug aus der Umwelt begegneten uns nur recht selten und auch die Einzelligen, die wohl im allgemeinen von Teilung zu Teilung ihre Symbionten weitergaben, entledigten sich derselben zu gewissen Zeiten von Grund auf.

Wie ganz anders bei den Symbiosen der Insekten und so manchen Leuchtsymbiosen! Welcher Aufwand von seiten der Wirte, den Insassen geeignete Wohnstätten zu bereiten und ihre Fähigkeiten voll auszunutzen! Diese sind nun, so mannigfaltig sie auch sein mögen, doch fast durchweg derart spezialisiert, daß die Vereinigung der Mikroorganismen auf einen engeren Raum im tierischen Körper nicht nur möglich, sondern sogar wünschenswert wird. Man denke an die vermutlich der Stickstoffassimilation dienenden Mycetome bei Hemipteren oder die Leuchtorgane eines Tintenfisches. Der Konnex mit der Umwelt wird entsprechend immer lockerer, die Übertragung vollzieht sich fast ausschließlich durch die Eier, ein Zuzug neuer Symbionten von außen findet nicht mehr statt. Ob die an das Tier angepaßten Formen überhaupt bei dessen Absterben stets noch befähigt sind, saprophytisch weiterzuleben, wissen wir nicht einmal. Während die gelegentliche oder gewohnheitsmäßige Resorption der symbiontischen Algen eine sehr häufige Erscheinung darstellte, haben die höheren Tiere fast durchweg gelernt, haushälterischer mit den sie besiedelnden Pilzen und Bakterien umzugehen, und wenn wir auch wiederholt auf charakteristische Involutionserscheinungen trafen, so blieb eine Verdauung derselben etwas äußerst Seltenes.

Wir können also bei genauerem Zusehen nicht schlechthin von höher und weniger hoch entwickelten Symbiosen bei beiden Erscheinungsgruppen reden, sondern konstatieren, daß hier wie dort die Natur die der Konstruktion von Wirt und Symbiont adäquate Form des Zusammenlebens gefunden hat, wenn auch innerhalb derselben noch mannigfacher Spielraum für mehr oder weniger innige und zweckmäßige Anpassungen übrigbleibt.

Unsere Darstellung war stets bestrebt, auf dem Boden gesicherter Tatsachen zu bleiben. Hypothesen, wie sie immer wieder auftauchten und gerade in jüngster Zeit sehr laut verkündet wurden, die auf dem Wege der Symbiose die Synthese eines völlig neuartigen Organismus für möglich halten, und wie sie Altmann, Bechamp, Famintzin, Mereschkovsky, Schimper, Haberlandt, Portier, Meves u. a. befürworten, haben wir entschieden abgelehnt. Nirgends haben wir beim eindringlichsten Studium der echten Symbiosen einen Anhaltspunkt dafür gefunden, daß die Mikroorganismen ihre selbständige Stellung der Wirtszelle gegenüber aufgeben können und zu einem Zellorganell herabsinken, wie sich dies diese Forscher teils ständig ablaufend, teils vor unendlichen Zeiträumen an der Wiege der Zelle geschehen denken. Wir haben kein Recht dazu, zwischen einfachsten Bakterienzellen und hochstehenden Protozoen- und Metazoenzellen eine künstliche Kluft zu errichten, und jene für elementar, diese für zusammengesetzt anzusehen, sondern müssen, wenn wir den Versuch einer historischen Ableitung der Zelle überhaupt wagen wollen, mit einer kontinuierlichen Reihe aufsteigender Komplikation rechnen.

Für uns beruht die Bedeutung der wirklichen, intrazellularen Symbiosen darin, daß es die verschiedensten tierischen Organismen zu verschiedenen Zeiten, aber erst, nachdem die heute bestehenden Familien und Unterfamilien entstanden waren, gelernt haben, sich zu allen möglichen Zwecken der mannigfachen Fähigkeiten niederer Pflanzen zu bedienen und diese im Interesse ihrer besseren Ausnützung in ihre eigenen Gewebe aufzunehmen. Es gehört zu den vornehmsten Aufgaben der Mikrobiologie, die Kräfte der Bakterien, Pilze und Algen nicht nur zu studieren, sondern auch, soweit irgend möglich, in den Dienst der Menschheit zu stellen. Bewußt oder unbewußt tun wir dies ja schon bei den verschiedensten Verrichtungen, teils seit Menschengedenken, teils im Gefolge moderner Laboratoriumsstudien, aber wir stehen hier sicherlich noch vor so manchen kaum geahnten Möglichkeiten. Hierin kann uns die Tierwelt

vorbildlich werden, ja unter Umständen geradezu Fingerzeige geben, die es versteht, die Eigenschaften der sie umgebenden Mikroflora unter ständig wechselnder Gestalt bald physiologisch, bald biologisch zu verwerten. Die verschiedensten Nahrungsquellen vermag sie sich so aufzuschließen und auf solche Weise mit ihrer Hilfe in vordem unbewohnbares Terrain vorzudringen, wohl auch den Sauerstoff der Luft auf Umwegen auszunützen oder den von chlorophyllhaltigen Algen ausgeatmeten sich direkt zuzuführen; Endprodukte ihres Stoffwechsels können ihr vielleicht durch sie wieder zugute kommen. Biologische Vorteile mannigfacher Art bietet die Aufnahme von Leuchtbakterien, die Geschlechter finden und erkennen sich mit Hilfe des fremden Lichtes, ihre Beute locken sie mit ihm herbei, Schrecken jagen sie damit ein oder breiten einen schützenden Feuernebel um sich aus, wenn sie die Symbionten in das umgebende Wasser ausspritzen. Wieder andere ziehen offenbar fremde Mikroorganismen in ihren Dienst, um die Wirkung ihrer Enzyme beim Stich auszunützen. Verschiedene Schildläuse halten sich wahrscheinlich Farbstofferzeuger in ihrem Inneren, von denen wir nicht wissen, inwiefern sie dem Wirte durch die von ihnen aufgebauten Stoffe nützlich sind. Pierantoni macht darauf aufmerksam, daß außer für den Cochenillefarbstoff auch für den der Purpurschnecken die Beteiligung von Symbionten in Frage kommt, denn Dubois, der ihn genauer untersuchte, spricht von Vakuoliden, an die sein Auftreten geknüpft ist, also von Gebilden, hinter denen sich zum Teil sicher Bakterien verbergen, und berichtet obendrein, daß diese sich auch in den Eiern fänden.

Vieles muß an dieser Stelle noch Vermutung bleiben, wir dürfen nicht vergessen, wie jungfräulich der Boden noch ist, den zunächst nur wenige zu beackern begonnen haben —, und sicherlich sind wir noch lange nicht am Ende in der Erkenntnis all der hier von den Tieren verwerteten Kräfte. So haben wir darauf hingewiesen, daß vielleicht bei der schützenden Ausscheidung von Lack Bakterien im Spiele seien, und so besteht auch vor allem die Möglichkeit, daß die toxischen Eigenschaften der Bakterien in weit höherem Maße von den Tieren verwertet werden, als dies die bisherigen Erfahrungen an blutsaugenden Insekten nahelegen. Ich halte es für sehr wohl möglich, daß sich unter den „tierischen" Giften da und dort Bakteriengifte verborgen halten. Das Gift der Bienen z. B. enthält kleinste Einschlüsse, die, aus den Giftdrüsen stammend, tatsächlich Mikroorganismen sein könnten. Ihre topo-

graphischen Beziehungen zum Legeapparat mögen uns an die Beschmierdrüsen erinnern, wie sie die Anobien und die Olivenfliege besitzen. Dazu kommt, daß man hier, wie bei zahlreichen anderen giftigen Tieren, die Erfahrung gemacht hat, daß die giftigen Stoffe sich auch bereits im Ei vorfinden. Sollte diese Erscheinung die gleiche Bedeutung haben wie jene, daß die Eier der leuchtenden Tiere bereits Licht ausstrahlen? Man könnte diese Vermutung noch in mancher Hinsicht weiter ausspinnen, aber ich möchte es vorziehen, hier lieber von sorgfältigen Untersuchungen sicheren Bescheid zu erholen. Wer den Inhalt dieses Buches in sich aufgenommen hat, der wird jedenfalls von vorneherein nicht an der Möglichkeit einer solchen Erweiterung des Gebietes zweifeln.

Wenn wir die Schaffung eines völlig neuen Bauprinzips der Zelle durch intrazellulare Symbiose ablehnten, so ist damit nicht auch gesagt, daß innige Symbiosen nicht Anstoß zur Bildung neuer tierischer Formen geben können. Wir haben schon früher hinsichtlich der Insekten auf solche Möglichkeiten hingewiesen, es gilt aber natürlich ganz allgemein, daß dadurch, daß die Verquickung eines Tieres mit einem Symbionten diesem neue biologische oder physiologische Möglichkeiten bietet, im Verlaufe ihrer Ausnützung vorhandene Charaktere gesteigert oder unterdrückt werden, wie letzteres zum Beispiel mit der Flügelbildung der Lampyris-Weibchen geschieht, die erst durch die Symbiose mit den Leuchtbakterien in die Lage versetzt werden, auf die Flugfähigkeit zu verzichten, oder völlig neue Charaktere in Korrelation damit auftreten.

Die innigen Formen der Symbiose, wie wir sie studiert haben, stellen ein hervorragendes Mittel dar, die Lebenslage eines Tieres beträchtlich zu heben und ihm einen Vorsprung gegenüber seinen Konkurrenten einzuräumen. Man möchte den mit solchen verfeinerten Mitteln betriebenen Wettstreit einem mit geistigen Waffen ausgefochtenen vergleichen, der über den der brutalen Kraft den Sieg davonträgt. Neben das Prinzip des Kampfes tritt das der gegenseitigen Hilfe als ein nicht minder wirksames und höheres. Der Zufall führt die beiden Partner zusammen, aber die weitere Auswertung nehmen andere Kräfte in die Hand. Gleich einem verständigen Baumeister oder Züchter ist uns der tierische Organismus stets gegenübergetreten, der zu prüfen, zu wählen, zu handeln verstand, wenn er nützlichen Keimen die Ansiedelung gestattete, wertlose ausschloß, wenn er ausgiebiges Zellmaterial bereitstellte, um mehr oder weniger

komplizierte Wohnstätten zu schaffen, oder wenn er einen Teil seines Tracheensystems zur Verfügung stellte. Wie oft mußten wir die mannigfachen Einrichtungen bewundern, die die Übertragung auf die Nachkommenschaft zu sichern vermochten, insbesondere die sinnreichen Einzelheiten der Eiinfektionen, die Gesetzmäßigkeiten im Verhalten der Symbionten während der Embryonalentwicklung. Wie erstaunlich weit gehen die histologischen Differenzierungen, die den Zweck haben, die Wirkungen des Lichtes der Leuchtsymbionten zu steigern, und offenbar auch die physiologischen Wechselwirkungen, die dem Wirtstiere ermöglichen, den Leuchtprozeß selbst bald ganz zu unterbinden, bald anzufachen. Hier versagen Erklärungsmöglichkeiten wie die Annahme richtungsloser Mutationen nicht minder wie die einer Häufung zufälliger Varianten, und es steigt dann eine Ahnung vor uns auf, daß es mehr als einen bloßen Vergleich bedeuten möchte, wenn uns der Symbiontenträger wie eine urteilsfähige und entsprechend handelnde Persönlichkeit erscheint. Hier münden die Rätsel der Symbiose ein in das große Rätsel organischer Zweckmäßigkeit.

Literatur

Adlerz. *Om digestionssekretionen jämte nagra därmed sammanhängande fenomen hos insecter och myriopoder.* Bihang till K. Sv. Vet. Akad. Handlingar. Bd. 16. 1890.

Agassiz, A. *Embryology of the Ctenophorae.* Mem. Amer. Acad. of Arts and Sc. Vol. 10. 1874.

— — *Exploration of the surface fauna of the Golf Stream III. 1. The Porpipidae and Velellidae.* Mem. Mus. Harvard College. Vol. 8. 1883.

Agassiz, Louis. *Contribution to the natural history of the United States of America.* Vol. 3 (pl. 15. Abb. der gelben Zellen bei Millepora).

Allman, G. L. *Note on the phosphorescence of Berre.* Proc. Roy. Soc. Edinbourgh. Vol. 4. 1862.

Altmann, Richard. *Die Elementarorganismen.* Leipzig 1894.

Archer, W. *On some freshwater Rhizopods.* Quart. Journ. of micr. Sc. Vol. 9—12. 1869—72.

— — *A resume of recent observations on parasitic Algae.* Quart. Journ. micr. Sc. (3). Vol. 13. 1873.

Areschong. *Ofversigt af Kongl. Vet. Akad. Förh.* Nr. 9. 1853.

Arndt, W. *Über das Vorkommen von Fett bei Aktinien.* Zool. Jahrb. Abt. Phys. Bd. 34. 1913.

Artari, A. *Untersuchungen über Entwicklung und Systematik einiger Protococcoideen.* Bulletin Soc. impér. Natural. Moscou. Nouv. sér. T. 6. 1893.

— — *Zur Frage der physiologischen Rassen einiger grüner Algen.* Berichte d. Deutschen bot. Ges. Bd. 20. 1902.

— — *Der Einfluß der Konzentrationen der Nährlösungen auf die Entwicklung einiger grüner Algen.* II. Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. 43. 1906.

Ashworth, J. H. *The stomodaeum, mesenterialfilaments and entoderm of Xenia.* Proc. Roy. Soc. Vol. 63. 1898.

— — *The structure of Xenia hicksoni nov. sp.* Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 42. Part. 3. 1899.

— — *Report on the Xeniidae collected by Dr. Willey.* A. Willeys Zool. Results. Part. 4. Cambridge 1900.

Askenasy. *Algen der „Gazelle“.* 1888.

Awerinzew, S. *Über Zoochlorellen bei Protozoen.* Travaux soc. Naturalistes St. Petersburg. 1900.

Aynaud, M. *Le globulin des Mammifères.* Paris. Steinheil. 1909.

— — *Le globulin de l'homme.* Ann. Inst. Pasteur. T. 25. 1911.

— — *Les globulins.* In: Gilbert u. Weinberg. Traité du sang. Paris. Baillière. 1913.

Balbiani. *Note sur la reproduction et embryogénie des Pucerons.* C. R. Acad. Sc. Paris. Vol. 62. 1866.

Balbiani. *Mémoire sur la génération des Aphides.* Ann. Sc. nat., zool. (5). Vol. 11. 1869.
— ebenda. Vol. 14 (Art. 2 und 9). 1870.
— ebenda. Vol. 15 (Art. 1 und 4). 1872.
— *Sur l'embryogénie de la Puce.* C. R. Acad. Sc. Paris. Vol. 81. 1875.
— *Observations sur la reproduction de Phylloxera du Chêne.* Ann. Sc. nat., zool. (5). Vol. 19. 1874.
— *Remarques sur la note précedente.* Ebenda. Vol. 7. 1867 (s. Claparède).
— *Leçons sur les Sporozoaires.* Paris 1884.
— *Recherches expérimentales sur la merotomie des Infusoires ciliés.* Rec. zool. Suisse T. 5. 1888.
Barbieri, C. *Forme larvali del Cyclostoma elegans Drap.* Zool. Anz. Bd. 32. 1907.
Barthélemy, I. *Sur la physiologie d'une Planaire verte (Convoluta Schultzii).* Compt. rend. Acad. Sc. T. 119. 1884.
Béchamp', J. *Microzymas.* Montpellier 1875.
Bedot, M. *Recherches sur la foie des Vélelles.* C. R. Acad. Sc. Paris. Vol. 98. 1884.
— — *Recherches sur l'organe central et la système vasculaire des Vélelles.* Rec. Zool. Suisse. Vol. 1. 1884.
— — *Sur l'histologie de la Porpita mediterranea.* Ebenda. Vol. 2. 1885.
Beijerinck, M. W. *Les bactéries lumineuses dans leur rapports avec l'oxygène.* Arch. Néerlandaises. T. 23. 1889.
— — *Kulturversuche mit Zoochlorellen, Lichengonidien und anderen niederen Algen.* Bot. Zeitung. Bd. 48. 1890.
— — *Bericht über meine Kulturen niederer Algen auf Nährgelatine.* Zentralbl. f. Bakt. und Parasitenkunde. Bd. 13. 1893.
— — *Photobacteria as a reactive in the investigation of the Chlorophyllfunction.* Koninkl. Akad. van Wetenschappen te Amsterdam. 1901.
— — *Chlorella variegata, ein bunter Mikrobe.* Recueil des travaux botaniques Néerlandais. 1904.
Beneden, van. *Les Commensaux et les Parasites dans le règne animal.* 2. éd. 1878.
Bennet, Fr. D. *Paper upon marine Noctilueae.* Proceed. Zool. Soc. London V. 1837.
— — *On the light emitted by a species of Pyrosoma.* Proc. Zool. Soc. London. Bd. 1. 1838.
Bennet, G. *Narrative of a wholing voyage round the globe.* London 1840.
Berlese, Am. *Le Cocciniglie italiane, viventi sugli agrumi.* P. I. Dactylopius. Riv. Pathologia veget. Ann. 2. 1893.
— — *Sopra una nuova Mucedinea parassita del Ceroplastes Rusci.* Redia. Vol. 3. 1905.
— — *Gli insetti.* Milano 1909.
Berthold, G. *Über die Verteilung der Algen im Golfe von Neapel.* Mitt. zool. Station Neapel. Bd. 3. 1881.
Bertrand, G. *Sur une ancienne expérience de M. Berthelot relative à la transformation de la glycérine en sucre par le tissu testiculaire.* C. R. Acad. Sc. T. 133. 1901.
— — *Étude biochimique de la bactérie du sorbose.* Thèse Fac. Sc. Paris 1904.
Biedermann, W. *Physiologie des Stoffwechsels.* (Handb. vergl. Phys. von Winterstein.) Jena 1911.
Biedermann, W. und **Moritz.** *Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung I.* Pflügers Archiv. Bd. 73. 1892.

Bierry, H. et **Portier, P.** *Innocuité de l'introduction des Symbiotes dans le milieu intérieur des Vertébrés.* C. R. Soc. Biol. T. 81. 1918.

— — *Vitamines et symbiotes.* C. R. Acad. Sc. T. 166. 1918.

— — *Action des symbiotes sur les constituants des graisses.* C. R. Acad. Sc. T. 166. 1918.

Bigelow, R. P. *On a new species of Cassiopea from Jamaica.* Zool. Anz. Bd. 15. 1892.

— — *The anatomy and development of Cassiopea xamachana.* Mem. Boston Soc. Nat. Hist. Vol. 5. 1900.

Blancardus (Stepli). *Observatio de usu Aranearum innoxio.* Ephem. Acad. Leop. Anno 3. 1696.

Blochmann, Fr. *Über das regelmäßige Vorkommen von bakterienähnlichen Gebilden in den Geweben und Eiern verschiedener Insekten.* Zeitschrift f. Biolog. Bd. 24 (N. F. Bd. 6). 1887.

— — *Über die Reifung der Ameisen und Wespen.* Festschrift naturhist. med. Verein Heidelberg. 1886. (Vorl. Mitteilung: Verh. nat. med. Verein Heidelberg N. F. Bd. 3. 1884.)

— — *Über die Richtungskörper bei den Eiern der Insekten.* Morphol. Jahrb. Bd. 12. 1887.

— — *Über das Vorkommen von bakterienähnlichen Gebilden in den Geweben und Eiern verschiedener Insekten.* Zentralbl. Bakteriologie. Bd. 11. 1892.

Blomfield, mitgeteilt bei Lankester 1882.

Bogdanow, E. A. *Über das Züchten der Larven der gewöhnlichen Fleischfliege (Calliphora vomitoria) in sterilisierten Nährmitteln.* Arch. f. d. ges. Physiol. T. 113. 1906.

Böhmig, L. *Die Turbellaria acöla der Planktonexpedition.* Kiel und Leipzig 1895.

Bohn, Georges. *Sur les mouvements oscillatoires des Convoluta roscoffensis.* C. R. Ac. Sc. Vol. 137. 1903.

Bongardt, J. *Beiträge zur Kenntnis der Leuchtorgane einheimischer Lampyriden.* Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. 75. 1903.

Bory de St. Vincent. *Voyage dans les quatre principales îles des mers d'Afrique fait pendant les années 1801 et 1802.* Paris 1804.

— — *Encyclop. méthod. Zoologie.* 1824.

Bott, K. *Über die Fortpflanzung von Pelomyxa palustris.* Arch. Protistenk. Bd. 8. 1907.

Bourne, A. G. *On Pelomyxa viridis n. sp., and on the Vesicular Nature of Protoplasma.* Quart. Journ. micr. Sc. Vol. 32. 1891.

Bourne, C. Gilbert. *The anatomy of the Madreporian coral Fungia.* Quart. Journ. micr. Sc. N. S. Vol. 27. 1886.

Bouvier, E. L. *La chlorophylle animale et les phénomènes de symbiose entre les algues vertes unicellulaires et les animaux.* Bull. Soc. philomatique de Paris. 8. Ser. t. 5. 1892—93.

Bower, F. O. *On recent researches into the Origin and Morphology of Chlorophyll corpuscules and allied bodies.* Quart. Journ. micr. Sc. (3). Vol. 24. 1884.

Brandt, K. *Über das Zusammenleben von Tieren und Algen.* Sitzungsb. Ges. naturforsch. Freunde. Berlin 1881.

— — *Untersuchungen an Radiolarien.* Monatsber. d. Berl. Akad. 1881.

Brandt, K. *Über die morphologische und physiologische Bedeutung des Chlorophylls bei Tieren.* Arch. f. Anat. u. Phys. Abt. Phys. 1882.

— — 2. Artikel. Mitteil. zool. Station Neapel. Bd. 4. 1883.

— — *Über die Symbiose von Algen und Tieren.* Arch. f. Anat. u. Phys. 1883.

— — *Die koloniebildenden Radiolarien (Sphärozoen) des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte.* Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Bd. 13. 1885.

— — *Beiträge zur Kenntnis der Colliden.* Arch. f. Protistenk. Bd. 6. 1905.

Brauer, A. *Die Tiefseefische.* I. und II. Teil. Wissensch. Ergebn. deutsch. Tiefseeexped. Jena 1906 u. 1908.

Breest, Fr. *Zur Kenntnis der Symbiontenübertragung bei viviparen Cocciden und bei Psylliden.* Arch. Protistenk. Bd. 34. 1914.

Brook, C. *Report on the Antipatharia.* Chall. Rep. Zool. Vol. 32.

Buchner, Paul. *Über intrazellulare Symbionten bei zuckersaugenden Insekten und ihre Vererbung.* Sitzungsb. Ges. Morphol. u. Physiol. München 1911.

— — *Studien an intrazellularen Symbionten. 1. Die intrazellularen Symbionten der Hemipteren.* Archiv f. Protistenk. Bd. 26. 1912.

— — *Studien 2. Die Symbionten von Aleurodes, ihre Übertragung in das Ei und ihr Verhalten bei der Embryonalentwicklung.* Ebenda. Bd. 39. 1918.

— — *Studien 3. Die Symbiose der Anobiinen mit Hefepilzen.* Ebenda, im Druck.

— — *Zur Kenntnis der Aleurodes-Symbionten.* Sitzungsb. Ges. f. Morphol. u. Physiol. München 1912.

— — *Neue Erfahrungen über intrazellulare Symbionten bei Insekten.* Naturw. Wochenschrift. N. F. XII. Bd. 1913.

— — *Sind die Leuchtorgane Pilzorgane?* Zoolog. Anzeiger. Bd. 45. 1914.

— — *Vergleichende Eistudien. 1. Die akzessorischen Kerne des Hymenopteren-eies (enthält die Schilderung der Infektion des Camponotus-Eies).* Arch. f. mikr. Anat. Bd. 91. Abt. II. 1918.

— — Kurzer Bericht über einen am 18. November 1919 in der Ges. f. Morphol. und Physiol. München gehaltenen Vortrag in Münchener medizinischer Wochenschrift. 1919.

— — *Neue Beobachtungen an intrazellularen Symbionten.* Sitzungsberichte der Ges. f. Morphol. u. Physiol. München 1919.

— — *Zur Kenntnis der Symbiose niederer pflanzlicher Organismen mit Pedikuliden.* Biolog. Zentralblatt. Bd. 39. 1920.

Büsgen, M. *Der Honigtau.* Biologische Studien an Pflanzen und Pflanzenläusen. Jenaische Zeitschr. Naturw. Bd. 25. (N. F. Bd. 18). 1891.

Bütschli, O. *Protozoa, in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches.* 1—3. 1880—82.

— — *Kleine Beiträge zur Kenntnis einiger mariner Rhizopoden.* Morphol. Jahrb. Bd. 2. 1886.

Calwers *Käferbuch* Verfaßt von C. Schaufuß. 6. Aufl. 1916.

Carpenter, W. B. *Introduction to the study of the Foraminifera.* London 1862.

Carpenter, P. H. *Notes on Echinoderm Morphology X. On the supposed Presence of Symbiotic Algae in Antedon rosacea.* Quart. Journ. Micr. Sc. N. S. Vol. 27. 1886.

Carter. *Descriptive Account of four subpherous Sponges Arabian and British, with general Observations.* Ann. Mag. Nat. Hist. 4. Ser. Vol. 4. 1869.

Carter. *Parasites of the Spongidae.* Ann. Mag. Nat. Hist. 5. Ser. Vol. 2. 1878.
— *Contributions to our Knowledge of the Spongida.* Ann. Mag. Nat. Hist. 5. Ser. 3. 1879.
— *On the Identity in Structure and Composition of the so-called Seed-like body of Spongilla with the Winter-egg of the Bryozoa and the presence of Starch-granules in each.* Ebenda. 3. Ser. Vol. 3. 1859.
Cépède, C. et **Willem, V.** *Observations sur Trichodinospis paradoxa.* Bull. Scient. France et Belgique (7. Ser.). t. 45. 1912.
Cerfontaine, P. *Recherches sur le système cutané et sur le système musculaire du Lombric terrestre.* Arch. de Biol. T. 10. 1890.
Chick, H. *A Study of a Unicellular Green Alga, occurring in Polluted Water, with especial Reference to its Nitrogenous Metabolism.* Proceed. of the Royal Soc. London. Vol. 71. 1903.
Cholodowsky, N. *Die Entwicklung von Phyllodromia germania.* Mém. Acad. Pétersbourg (7). Tome 38. 1891.
— — *Zur Morphologie der Pedikuliden.* Zool. Anzeig. Bd. 27. 1914.
Chun, C. *Die Ctenophoren des Golfes von Neapel.* Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Mon. 1. 1880.
— — *Die Ögopsiden der deutschen Tiefseeexpedition.* Wiss Ergeb. deutschen Tiefseeexped. Jena 1910.
Cienkowsky, L. *Über Schwärmerbildung bei Radiolarien.* Arch. f. mikr. Anatom. Bd. 7. 1871.
Claparède et **Lachmann.** *Études sur les Infusoires et les Rhizopodes.* Mém. Inst. nat. Génévois. T. 5. 1857 (1858).
Claus, C. *Die Ephyren von Cotylorrhiza und Rhizostoma.* Arb. zool. Inst. Wien. Bd. 5. 1884.
Cohn, F. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Infusorien.* Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 3. 1851.
Cohn, F. und **Schröder.** *Über parasitische Algen.* Beitr. Biolog. d. Pflanzen. 1. Bd. 1872.
Conte, A. und **Faucheron, L.** *Présence de levures dans le corps adipeux de divers Coccides.* C. R. Acad. Sc. Paris. Bd. 145. 1907.
Courmont, J. et **André, Ch.** *Culture in vitro des globulins.* Lyon medical 1908, u. C. R Soc. Biol. 1908. T. 1.
Couvreur, E. *Sur la destinée des microbes normaux du tube digestif chez les Insectes à metamorphose.* C. R. Soc. Biol. T. 61. 1906.
Cuénot. *Études physiologiques sur les Orthopteres.* Arch Biol. Vol. 14. 1892.
Dangard, P. A. *Mémoire sur les Algues.* Le Botaniste. 1. Ser. 1889.
— — *Étude sur l'Ophrydium versatile.* Ebenda. 2. Ser. 1890.
— — *Les zoochlorelles du Paramaecium bursaria.* Le Botaniste. 7. Sér. Poitiers. 19‹ 0.
Le Dantec, F. *Recherches sur la Symbiose des Algues et des Protozoaires.* Ann. Inst. Pasteur. T. 6. 1892.
Delage, J. *Études histologiques sur les Planaires Rhabdocoeles Acoeles (Convoluta Schultzii O. Schmidt).* Arch. zool. expér. (2). T. 4. 1886.
Doenitz, W. *Beobachtungen über Radiolarien.* Arch. f. Anat. u. Phys. 1871.
Döring. *Über Bau und Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane bei myopsiden Cephalopoden.* Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 91. 1908.

Doflein, Fr. *Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. V. Amöbenstudien.* Arch. Protistenk. Suppl. 1. 1907.

Dorner, G. *Darstellung der Turbellarienfauna Ostpreußens.* Schrift. phys.-ökon. Ges. Königsberg. Jahrg. 43. 1902.

Dreyfuss. *Zu Krassilstschiks Mitteilungen über die vergleichende Anatomie und Systematik der Phytophthires.* Zool. Anzeiger. 7. Jahrg. 1894.

Dubois, R. *Les Elaterides lumineux.* Bull. soc. zool. France. Paris 1886.

— — *Sur la luminosité des œufs d'Insectes.* Bull. Assoc. franç. pour l'Avancement des sc. 1886.

— — *Sur le rôle de la symbiose chez certaines animaux marins lumineux.* Compt. rend. Acad. sc. T. 107. 1888.

— — *De la fonction photogénique dans les œufs du lampyre.* Bull. Soc. zool. France. 1887.

— — *Sur le rôle de la symbiose chez certains animaux marins lumineux.* Compt. rend. Acad. sc. T. 107. 1888.

— — *Sur la production de la lumière chez le Pholas dactylus.* C. Rend. Soc. biol. T. 40. 1889.

— — *Nouvelles recherches sur la phosphorescence animale.* Compt. rend. soc. biol. T. 41. 1889.

— — *Nouvelles recherches sur la production de la lumière par les animaux et les végetaux.* Compt. rend Acad. Sc. T. 111. 1890.

Dubois, Raph. *La vie et la lumière.* Paris 1914.

Duerden, J. E. *Jamaican Actiniaria. Part. 2. Stichodactylinae and Zoantheae.* Trans. Roy. Dublin Soc. (2). Vol. 7. 1900.

— — *West Indian Madreporarien polyps.* Nat. Acad. of Sc. Washington 1902.

Ehrenberg, C. G. *Das Leuchten des Meeres.* Abh. kgl. Akad. Wissensch. Berlin 1834.

Ehrenberg, Chr. G. *Die Infusionstierchen als vollkommene Organismen.* Leipzig 1838.

Emeis. *Eientwicklung bei den Coeciden* Zoolog. Jahrb. Abt Anat. Bd. 39. 1915.

Emery, C. *Untersuchungen über Luciola italica L.* Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. 40. 1884.

Engelmann, Th. W. *Neue Methode der Untersuchung der Sauerstoffausscheidung pflanzlicher und tierischer Organismen.* Bot. Zeitung. Jahrg. 39. 1881.

— — *Über tierisches Chlorophyll.* Arch. f. d. gesamt. Physiol. 32. Bd. 1883.

Entz, Geza. *Ertesitö a kolozsvári orvos-természettudományi társulat második termeszettudományi szaküléseröl.* Kolozsvárt 1876.

— — *Über die Natur der „Chlorophyllkörperchen" niederer Tiere.* Biolog. Zentralbl. Bd. 1. 1881—82.

— — *Das Konsortialverhältnis von Algen und Tieren.* Ebenda Bd. 2. 1882—83.

— — *Über Infusorien des Golfes von Neapel.* Mitt. zool. Stat. Neapel. Bd. 5. 1884.

Escherich, K. *Über das regelmäßige Vorkommen von Sproßpilzen in dem Darmepithel eines Käfers.* Biol. Zentralbl. Bd. 20. 1900.

— — *Die Termiten.* Leipzig 1909.

— — *Die Ameise.* 2. Aufl. Braunschweig 1917.

Fabre-Domergue, P. *Études sur l'organisation des Urceolaires et sur quelques genres voisins de cette famille.* Journ. de l'Anat. et Phys. 1888.

Famintzin, A. *Beiträge zur Symbiose von Algen und Tieren.* Mém. de l'Acad. Imp. des Sciences St. Petersburg. 1 u. 2 in Vol. 36. 1889; 3 in Vol. 38. 1891.

— — *Nochmals die Zoochlorellen.* Biol. Zentralbl. Bd. 12. 1892.

Famintzin, A. *Die Symbiose als Mittel der Synthese von Organismen.* Biol. Zentralbl. Bd. 27. 1907.

Farran. *Pyrosoma spinosum.* Memoirs of the Challenger Society. Nr. 1. London 1909.

Fauré-Fremiet, E. *Sur un cas de symbiose présenté par un Infusoire cilié.* Compt. rend. Soc. Biol. Paris t. 67. 1909.

— — *Étude sur les mitochondries des Protozoaires et des cellules sexuelles.* Arch. anat. micr. T. 11. 1910.

Feytaud, Jean. *Contribution à l'étude du Termite lucifuge.* Thèse Fac. Sc. Nr. 1464. Paris. Masson 1912.

Flögel, J. H. L. *Monographie der Johannisbeerenblattlaus (Aphis ribis L.).* Zeitschr. f. wiss. Insektenbiol. N. F. Bd. 1. 1905.

Forbes. *Bacteria normal to digestive organs of Hemiptera.* Bull. Illinois State Lab. nat. hist. Art. 1. Vol. 4. 1892.

Fowler, G. H. *The anatomy of the Madreporaria II.* Quart. Journ. micr. Sc. N. Ser Vol. 27. 1886.

Fränkel, H. *Die Symbionten der Blattiden im Fettgewebe und Ei, insbesondere von Periplaneta orientalis.* Dissertation München 1918. (Im Druck.)

Fuhrmann, O. *Turbellarien der Umgebung von Basel.* Revue Suisse Zool. Vol. 2. 1894.

Galippe, V. *Note sur une nouvelle méthode de recherche des microorganismes pouvant exister dans les tissus vivants normaux, d'origine animale ou vegetale, dans les tissus pathologiques, ainsi que dans les sécrétions et les humeurs.* C. R. Soc. Biol. 1891.

— — *Sur la présence de parasites dans les foetus normaux.* C. R. Soc. Biol. 1892.

— — *Parasitisme normal et microbiose.* Paris. Masson 1917.

— — *Recherches sur la résistance à la chaleur des éléments vivants existant normalement dans les tissus végetaux et animaux.* C. R. Acad. Sc. T. 167. 1918.

— — *Nouvelles recherches sur la présence d'organismes vivants dans les cellules des glandes génitales mâles (microbiose, parasitisme normale ou accidentel).* Compt. rend. Acad. Sc. T. 169. 1918.

Gardiner, E. G. *Early Development of Polychoerus caudatus Mark.* Journ. of Morph. Vol. 2. 1895.

Garnault, P. *Recherches anatomiques et histologiques sur le Cyclostoma elegans.* Thèse de Doctorat ès Sciences natur. et Actes de la Soc. linn. de Bordeaux. (5° Ser.) t. 1. 1887.

Geddes. *Sur la fonction de la chlorophylle avec les Planaires vertes.* Compt. rend. T. 87. 1878.

— *Observations on the Physiology and Histology of Convoluta Schultzii.* Proceed. roy. Soc. London. Vol. 28. 1879.

— *Sur la chlorophylle animale et sur la physiologie des Planaires vertes.* Arch. Zool. exper. Vol. 8. 1879—80.

— *The yellow cells of Radiolarians and Coelenterates.* Proc. Roy. Soc Edinb. 1882.

Georgéwitsch, J. *Sur le développement de la Convoluta roscoffensis Graff.* Compt. rend. Acad. Sc Vol. 109. Paris 1889.

Giard, A. *Sur les Nephromyces, genre nouveau de Champignons parasites du rein des Molgulidées.* C. R. Acad. Sc. T. 116. 1888.

— — *Nouvelles recherches sur les bactéries lumineuses pathogènes.* Compt. rend. Soc. biol. T. 42. 1890.

Glard et Billet. A. *Observations sur la maladie phosphorescente des talitres et autres crustacés.* Ebenda. T. 41. 1889.

Giglioni. *La fosforescenza del mare.* Bull. della Soc. Geogr. Ital. 1870.

Girond, P. *Recherches sur la chlorophylle des animaux. La matière colorante de l'Hydra verte.* Travaux de Labor. de Zool. T. 1. 1888.

Gould, Lilian, J. *Notes on the Minute Structure of Pelomyxa palustris Greef.* Qu. Journ. of Micr. Sc. Vol. 36. 1893.

Graber. *Anatomisch-physiologische Studien über Phthirius inguinalis.* Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 22. 1872.

Graff, L. von. *Monographie der Turbellarien. 1. Rhabdocoelida.* Leipzig 1882.

— — *Turbellarien von Lesina.* Zool. Anz. Bd. 9. 1886.

— — *Die Organisation der Turbellaria acoela;* mit einem Anhang von G. Haberlandt: *Über den Bau und die Bedeutung der Chlorophyllzellen von Convoluta roscoffensis.* Leipzig 1891.

— — *Zur Kenntnis der physiologischen Funktion des Chlorophylls im Tierreiche.* Zool. Anzeiger. 1884.

— — *Vorläufige Mitteilung über Rhabdocöliden.* Zool. Anzeiger. Bd. 26. 1902.

— — *Die Turbellarien als Parasiten und Wirte.* Festschrift der Universität Graz. 1903.

Grassi, Batt. *Contributo alla conoscenza delle Fillosserine etc.* Roma 1912.

Greef, R. *Pelomyxa palustris, ein amöbenartiger Organismus.* Arch. micr. Anat. Bd. 10. 1874.

— — *Über Radiolarien und radiolarienartige Rhizopoden des süßen Wassers.* Arch. f. mikr. Anat. Bd 11. 1875.

Greenwood, M. *On the digestion in Hydra.* Journ. of Physiol. Vol. 9. 1888.

Grintzesco, J. *Contribution à l'étude des Protococcacées. — Chlorella vulgaris Beyer.* Rev. générale de Botanique. T. 15. 1903.

Gruber. *Studien über Amöben.* Z. f. wiss. Zool. Bd. 41. 1885.

— *Über Amöba viridis Leidy.* Zool. Jahrb. Festschrift Weismann. Suppl. VII. 1904.

— *Über grüne Amöben.* Bericht naturf Ges. Freiburg. 1899.

Guilbeau, B. H. *The origin and formation of the froth in spittle-insects.* Amer. Natur. Vol. 42. 1908.

Guillermond, A. *Mitochondries et symbiotes.* Compt. rend. Soc. Biol. T. 82. 1918.

Guyénot, E. *Sur le mode de nutrition de quelques larves de Mouches.* C. R. Soc. Biolog. T. 61. 1906.

Häckel, E. *Die Radiolarien.* Berlin 1862.

— — *Beiträge zur Plastidentheorie. 5. Amylum in den gelben Zellen der Radiolarien.* Jenaisch. Zeitschrift f Naturw. Bd. 5. 1870.

Hadži, J. *Vorversuche zur Biologie von Hydra.* Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 22. 1906.

— — *Über die Symbiose von Xanthellen und Halecium ophioides.* Biolog. Zentralbl. Bd. 31. 1911.

Hamann, O. *Die Mundarme der Rhizostomeen.* Jen. Zeitschrift f. Naturwiss. Bd. 15. 1881.

— — *Der Organismus der Hydroidpolypen.* Jenaisch. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 15. N. F. Bd. 8. 1882.

— — *Zur Entstehung und Entwicklung der grünen Zellen bei Hydra.* Z. f. wiss. Zool. Bd. 37. 1882.

Hamann, O. *Handwörterbuch der Naturwissenschaften.* 9. Bd. Jena 1913.
Hauck. *Cenni sopra alcune Alghe dell' Oceano Indico.* Atti del Mus. Civ di storia nat. Trieste. Vol. 12. 1884.
— *Über das Vorkommen von Marchesettia spongioides in der Adria.* Hedwigia 1889. Heft 3.
Heinemann, C. *Untersuchungen über die Leuchtorgane der bei Vera-Cruz vorkommenden Leuchtkäfer.* 1. Mitt. Arch. mikr. Anat. Bd. 8. 1872.
— — *Zur Anatomie und Physiologie der Leuchtorgane mexikanischer Cucujos.* Ebenda. Bd. 27. 1886.
Henneguy. *Les Insectes.* Paris 1904.
Hertwig, O. *Die Symbiose im Tierreich.* Jena 1883.
Hertwig, O. und **R.** *Die Aktinien.* Jena 1879.
Hertwig, R. *Zur Histologie der Radiolarien.* Leipzig 1876.
— — *Über Leptodiscus medusoides, eine neue den Noktiluken verwandte Flagellate.* Jen. Zeitschr. Bd. 11. 1877.
— — *Der Organismus der Radiolarien.* Jenaische Denkschriften. Bd. 2. 1879.
Hertwig, R. und **Lesser.** *Über Rhizopoden und denselben nahestehende Organismen.* Arch. f. mikr. Anat. 10. Supplh. 1874.
Heymons, R. *Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Rhynchoten.* Nova Acta Leop. Carol. Akad. Bd 74. 1899.
— — *Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren.* Jena 1895.
Hickson, S. J. *Revision of the genera Alcyonaria stolonifera.* Trans. Zool. Soc. London. Vol, 13. 1894.
— — *The Pennatulacea of the Siboga Expedition.* Siboga Expeditie. XIV. 1916.
— — *The medusae of Millepora.* Proc. Roy. Soc. Vol. 66. 1899.
Hirchler. *Embryologische Untersuchungen an Aphiden usw.* Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. 100. 1912.
Hogg, J. *On the Action of Light upon the Colour of the River Sponges.* Mag. Nat. Hist. Vol. 4. 1840.
Hoyle, Will. E. *The luminous organs of Pterygioteuthis margaritifera, a Mediterranean Cephalopod.* Manchester Mem. Vol. 46. 1902.
Huth, W. *Zur Entwicklungsgeschichte der Thalassikollen.* Arch. f. Protistenk. Bd. 30. 1913.
Huxley, Th. *Zoological notes and observations made on board H. M. S. Rattlesnake. III. Upon Thalassicolla, a new Zoophyte.* Ann. mag. nat. hist. Vol. 8. 1851.
— — *Observations upon the anatomy and physiology of Salpa and Pyrosoma.* Phil Transact. 1851.
— — *On the agamic reproduction and morphology of Aphids.* Trans. Linn. Soc. London. Vol. 22. 1858.
— — *On the anatomy and the development of Pyrosoma.* Transact. Linn. Soc. Bd. 23. 1860.
Janet, Ch. *Sur les nematodes des glandes pharyngiennes des Fourmis.* C. R. Accad. Sc. T. 117. 1893.
Joubin, L. *Note sur l'appareil photogène d'un Céphalopode (Histioteuthis Ruppelii).* Compt. rend. Soc. biol. 1893.
— — *Recherches sur l'appareil lumineux d'un Céphalopode (Histioteuthis Ruppelii).* Avec deux suppl. Rennes. 1893—94.

Julin, Ch. *Les embryons de Pyrosoma sont phosphorescents: les cellules du testa constituent les organes lumineux du cyatozoïde.* C. R. Soc. Biol. Vol. 66. 1909.

— — *Recherches sur le développement embryonnaire de Pyrosoma giganteum. Les. 1. Aperçu général de l'embryogenèse. Les cellules du testa et le développement des organes lumineux.* Zool. Jahrb. Suppl. 15. Bd. 2. 1912.

Israel, O. *Über eigenartige Kontraktionserscheinungen bei Pelomyxa palustris.* Arch. micr. Anat. Bd. 44. 1894.

Karawaiew, W. *Über Anatomie und Metamorphose des Darmkanales der Larve von Anobium paniceum.* Biol. Zentralbl. Bd. 19. 1899.

Keeble, F. *The yellow-brown cells of Convoluta paradoxa.* Quart. Journ. Micr. Sc. Bd. 52. 1908.

— — *Plant-animals.* A study in symbiosis. Cambridge 1910.

Keeble, F. und **Gamble, F. W.** *The Bionomics of Convoluta roscoffensis with especial reference to its green cells.* Ebenda. Bd. 47. 1903.

— — — — *On the Isolation of the infecting Organisme („Zoochlorella") of Convoluta roscoffensis.* Proc. roy. Soc. London. Vol. 77. 1905.

— — — — *The Origin and Nature of the Green Cells of Convoluta roscoffensis.* Ebenda. Bd. 51. 1907.

Keferstein und **Ehlers.** *Zoologische Beiträge, gesammelt im Winter 1859—1860 in Neapel und Messina.* 4. Bemerkungen über die Anatomie von Pyrosoma. 1861.

Keller, C. *Über den Bau von Reniera semitubulosa.* Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 30. 1878.

— — *Über einige neue Medusen des Roten Meeres.* Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 38. 1883.

Klebs, G. *Ein kleiner Beitrag zur Kenntnis der Peridineen.* Botanische Zeitung 1884.

Kleinenberg, N. *Hydra.* Eine anatom.-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung. Leipzig 1872.

Koch, H. von. *Die Gorgoniden.* Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Bd. 15. 1887.

Kohl, F. G. *Die Hefepilze.* Leipzig 1908.

Kölliker, Alb. v. *Über die Leuchtorgane der Lampyriden.* Verh. Phys.-med. Ges. Würzburg. Bd. 8. 1858.

— *Über die Leuchtorgane der amerikanischen Pyrophorus-Arten.* Ebenda. Bd. 9. 1859.

Königsberger und **Zimmermann** in: *Mededeel. uit Slands Plantentuin.* Vol. 44. Batavia 1901.

Korotneff, A. *Zur Embryologie von Pyrosoma.* Mitt. zool. Station Neapel. Bd. 17. 1905.

Kowalevsky. *Zur Entwicklungsgeschichte der Pyrosomen.* Arch. mikr. Anat. Bd. 11. 1875.

Kraepelin. *Beziehungen der Tiere zueinander und zur Pflanzenwelt.* Leipzig 1905.

Krassilstschik, J. *Zur Anatomie der Phytophthires.* Zool. Anzeiger. Bd. 15. 1892.

— — *Zur Anatomie und Histologie der Phylloxera vastatrix.* Horae societ. entom. Rossic. Bd. 27. 1893.

Krassilstschik, J. *Zur vergleichenden Anatomie und Systematik der Phytophthiren.* Zoolog. Anz. Bd. 16. 1893.

— — *Sur les bactéries biophytes.* Annales Inst. Pasteur 1889 und eine russische Mitteilung darüber in: Arb. des 8. Kongresses russischer Naturforscher und Ärzte von St. Petersburg. 1890. Abt. 7.

Krukenberg, C. Fr. W. *Das Antheagrün.* Vergl. phys. Studien. 1. Reihe. 5. Abt.

— — *Über das Bonellein und seine Derivate.* Vergl. phys. Studien. 2. Reihe, 2. Abt. 1882.

— — *Beiträge zur Kenntnis der Aktinienfarbstoffe.* Vergl. phys. Studien. Bd. 2. 1882.

— — *Die Farben der lebenden Korallen des Roten Meeres.* Ebenda. 2. Reihe, 4. Abt. 1887.

Labbé, A. *Note sur les Protozoaires marins de Roscoff.* Arch. zool. expér. et gen. III. Ser. Vol. 30. 1895.

— — *Sporozoa.* Das Tierreich. Lief. 5. 1899.

Laboulbène, M. *Note sur le Ver luisant.* Ann. Soc. entom. de France. 1882.

Landois, L. *Untersuchungen über die auf dem Menschen schmarotzenden Pediculinen. 1. Anatomie des Phthirius inguinalis Leach.* Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 14. 1864.

— — *3. Anatomie des Pediculus vestimenti Nitsch.* Ebenda. Bd. 15. 1865.

Lankester, E. R. *Preliminary Notice of some Observations with the Spectroscop on animal Substances.* Journ. of Anat. and Phys. (2). Vol. 1. 1868.

— — *Abstract on a Report on the spectroscopic Examination of certain animal Substances.* Journ. of Anat. and Phys. (2). Vol. 3. 1870.

— — *The mode of occurence of Chlorophyll in Spongilla.* Quart. Journ. micr. Sc. (3). Vol. 14. 1874.

— — *Chlorophyll in Turbellarian Worms and other Animals.* Quart. Journ. micr. Sc. (3). Vol. 19. 1879.

— — *On the Chlorophyll-corpuscules and Amyloid-deposits of Spongilla and Hydra.* Nature. Vol. 27. 1882.

Lacaze-Duthieres, H. *Recherches sur la Bonellia.* Ann. d. Science nat. Zool. Ser. 4. T. X. 1858.

— — *Embryogénie des Rayonnés.* Reproduction généagenetique des Porpites. C. R. Ac. Sc. Paris. Vol. 53. 1861.

— — Archives de Zool. expér. et gén. t. 3. 1874.

Leidy, Jos. *Fresh-water Rhizopods of North-America.* Washington 1879.

Lendenfeld, R. von. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales. Vol. 10. 1885.

— — *Über Cölenteraten der Südsee.* 7. Mitt. *Über die australischen rhizostomen Medusen.* Z. f. wiss. Zool. Bd. 47. 1888.

Lesueur. *Mémoire sur l'organisation des Pyrosomes et sur la place etc.* Nouv. Bull. des sciences de la Soc. Philom. 1815.

Leydig, F. *Einige Bemerkungen über die Entwicklung der Blattläuse.* Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 4. 1850.

— — *Zur Anatomie von Coccus hesperidum.* Ebenda. Bd. 5. 1854.

Licent, E. *Recherches d'anatomie et de physiologie comparées sur le tube digestif des Homoptères supérieurs.* La Cellule. Bd. 28. 1912.

Lieberkühn, N. *Über Bewegungserscheinungen bei Schwämmen.* Arch. Anat. Phys. 1863.

Lindinger, L. *Die Coccidenliteratur des Jahres 1907.* Zeitschr. wiss. Insektenbiol. 1908.

Linder, P. *Saccharomyces apiculatus parasiticus.* Zentralbl. Bakteriol. Abt. 2. Bd. 1. 1895.

— — *Das Vorkommen der parasitischen Apiculatus-Hefe in auf Efeu schmarotzenden Schildläusen und dessen mutmaßliche Bedeutung für die Vertilgung der Nonnenraupe.* Wochenschrift f. Brauerei. 1907.

— — *Weitere Forschungen über symbiontische Hefen.* Wochenschrift f. Brauerei. 29. Bd. 1912.

Lubbock. *On the ova and pseudova of insects.* 1859.

Lumière, Aug. *Le Mythe des Symbiotes.* Paris. Masson. 1919.

Luther, Alex. *Die Eumesostominen.* 1. Teil. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 77. 1904.

Mangan, Jos. *The entry of zooxanthellae into the ovum of Milleporum, and some particulars concerning the medusae.* Quart. Journ Micr. Sc. Vol 53. 1909.

Mangold, E. *Die Produktion von Licht.* In: Handb. vergl. Phys. Winterstein. 3. Bd. 2. Hälfte. Jena 1910—1914.

de Marchesetti. *Sul un nuovo caso di symbiosi.* Atti Mus. Civ. di storia nat. Trieste. Vol. 12. 1884.

Marshall, W. *Über einige Lebenserscheinungen der Süßwasserpolypen und über eine neue Form von Hydra viridis.* Z. f. wiss. Zool. Bd. 37. 1882.

Maupas, E. *Recherches expérimentales sur la multiplication des infusoires ciliés.* Arch. zool. expérim. (2. ser.). Vol. 6. 1888.

Mercier, L. *Les corps bactérioides de la Blatte (Periplaneta orientalis): Bacillus cuenoti n. sp.* Compt. rend. Soc. Biol. t. 61. 1906.

— — *Cellules à Bacillus cuenoti dans la paroi des gaines ovariques de la Blatte.* Ebenda. t. 62. 1907.

— — *Recherches sur les bacterioides des Blattides.* Arch. f. Protistenk. Bd. 9. 1907.

— — *Bactéries des Invertébrés II. La „glande à concretions" de Cyclostoma elegans Drap.* Bull. Scientif. France et Belg. t. 45. 1911.

— — *Bactéries des Invertébrés. — Les cellules uriques du Cyclostoma et leur Bactérie symbiote.* Arch. d'Anat. microsc. t. 15. 1913.

Mereschkovsky. *Theorie der zwei Plasmaarten als Grundlage der Symbiogenesis, einer neuen Lehre von der Entstehung der Organismen.* Biol. Zentralbl. 1910.

Metschnikoff, E. *Untersuchungen über die Embryologie der Hemipteren.* Vorl. Mitteil. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 16. 1866.

— — *Embryologische Studien an Insekten.* Ebenda. Bd. 16. 1866.

— — *Über eine Sproßpilzkrankheit der Daphnien.* Arch. pathol Anat. Physiol. Vol. 96. 1884.

Meves, Fr. *Die Plasmosomentheorie der Vererbung.* Arch. mikrosk. Anatomie. Bd. 92. Abt. II. 1918.

Meyen, J. E. *Über das Leuchten des Meeres und Beschreibung einiger Polypen und anderer niederer Tiere.* Nov. act. Acad. Caes. Leop. Car. nat. cur. Bd. 16. Suppl. 1834.

— — *Reise um die Erde.* III. Zool. Bericht.

Meyer, A. G. *Medusae of the world.* Washington 1910.

Meyer, W. Th. *Über das Leuchtorgan der Sepiolini.* Zool. Anz. Bd. 30. 1906.

— — II. Ebenda. Bd. 32. 1908.

Molisch, H. *Leuchtende Pflanzen.* Eine physiologische Studie. Jena 1904.

Molisch, H. *Die Leuchtbacterien des Hafens von Triest.* Sitzb. k. Akad. Wissensch. Wien. Mat.-naturw. Kl. 1904.

Moniez, R. *Sur une champignon parasite du Lecanium hesperidorum (Lecaniascus polymorphus nobis).* Bull. Soc. zool. France. Vol. 12. 1887.

Moroff, Th. *Über vegetative und reproduktive Erscheinungen bei Thalassicolla.* Festschrift f. R. Hertwig. Bd. 1. 1910.

Moroff, Th. und **Stiasny, G.** *Über Bau und Entwicklung von Acanthometron pellucidum J. M.* Archiv f. Protistenk. Bd. 16. 1909.

Moseley, H. N. *On the structure of the Milleporidae.* Chall. Report. Zool. Vol. 2. 1881.

— — *Pelagic Life.* Nature. Vol. 26. Nr. 675. 1882.

Mc Munn, C. A. *On the occurrence of Chlorophyll in Animals.* Rep. Brit. Assoc. adv. Sc. 1883 (1884).

— — *Observations on the colouring-matters of the so-called Bile in Invertebrates, on those of the Bile of Vertebrates and on some animal Urin pigments.* Proc. roy. soc. London. Vol 35. 1883.

— — *Further Observations on Enterochlorophyll and allied Pigments.* Phil. Trans. roy. Soc. London. Vol. 177. 1886.

— — *Notes on the Chromatology of Anthea cereus.* Quart. Journ. micr. Sc. (2). Vol. 27. 1887.

— — *On the Chromatology of some British Sponges.* Journ. of Physiol. Vol. 9. 1888.

— — *Contributions to animal Chromatology.* Quart. Journ. micr. Sc. (3). T. 30. 1890.

Murray, John. *Über das Licht und die leuchtende Materie der Lampyris noctiluca.* Heusingers Zeitschrift. Bd. 2. 1828.

Murray, G. und **Boodle, A.** *Note on Spongocladia.* Ann. of Botany. Vol. 3.

— — — — Ann. of Botany. Vol. 2.

Mc Murrich, J. Playfair. *The Actiniaria of the Bahama islands.* Journ. Morph. Vol. 3. 1889.

Müller-Calé, K. *Zur Entwicklungsgeschichte einiger Tekaphoren.* Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 37. 1913.

Müller-Calé, K. und **Krüger, E.** *Symbiontische Algen bei Aglaophenia helleri und Sertularella polyzonias.* Mitt. zool. Station zu Neapel. Bd. 21. 1913.

Müller, Herb. Const. *Symbiose zwischen Algen und Tieren.* Schrift. der phys.-ökon. Ges. Königsberg. 54. Jahrg 1913.

— — *Notiz über Symbionten bei Hydroiden.* Zool. Jahrb. Abt. Syst. Bd. 37. 1914.

Müller, Johannes. *Über die Thalassikollen, Polycystinen und Acanthometren des Mittelmeers.* Abh. d. Berl. Akad. 1858.

Müller, Jos. *Zur Naturgeschichte der Kleiderläuse.* Hölder, Wien. 1915 (auch Das österr. Sanitätswesen. 27. Jahrg.).

Naef, A. *Zur Morphologie und Systematik der Sepiola- und Sepietta-Arten.* Zool. Anzeiger. Bd. 40. 1912.

Neger. *Zur Übertragung des Ambrosiapilzes von Xyleborus dispar.* Naturwiss. Zeitschrift f. Land- u. Forstwirtsch. Jahrg. 9. 1910.

Negri, A. und **G. de.** *Berichte der chemischen Gesellschaft.* Jahrg. 9. 1876.

Neumann, G. *Pyrosomen.* Bronns Massen u. Ord. d. Tierreiches. Bd. 3. Suppl. 2. Abt. 1909—1911.

— — *Über Bau und Entwicklung des Stolo prolifer der Pyrosomen.* Zool. Anz. Bd. 41. 1912.

Neumann, G. *Die Pyrosomen der deutschen Südpolarexpedition.* Deutsche Südpolarexpedition. XIV. 1913.

Newport. *On the natural history of Glow-worm.* Proceed. Linnean Soc. 1857.

Noll, C. F. Zoologischer Garten. XI. pag. 173. *(Die Färbung grüner Spongillen rührt von Algen).* 1870.

Nüßlin, O. *Über einige Urtiere aus dem Herrenwieser See.* Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 40.

Nußbaum. *Über die Teilbarkeit der lebendigen Materie.* 2. Mitt. *Beiträge zur Naturgeschichte des Genus Hydra.* Arch. micr. Anat. Bd. 29. 1887.

Oltmanns, Fr. *Morphologie und Biologie der Algen.* I. II. Jena 1904—1905.

Owsjannikow. *Ein Beitrag zum Leuchtorgane von Lampyris noctiluca.* Mém. Acad. Sc. Saint-Pétersbourg (8). II. 1868.

Panceri, P. *Gli organi luminosi e la luce delle pennatule.* Atti R. Accad. sc. fis. e mat. Napoli. 1871.

— — *La luce e gli organi luminosi dei Beroidei.* Atti R. Accad. Sc. fis. e mat. Napoli. Vol. 5. 1872.

— — *Gli organi luminosi e la luce dei pirosomi e delle foladi.* Atti R. Accad. sc. fis. e mat. Napoli. Vol. 5. 1872.

— — *Études sur la phosphorescence des animaux marins.* Ann. d. sc. nat. 5. Ser. Zool. t. 16. 1872.

Paoli. *Intorno a galla causate dalla puntura del Dacus oleae Meig. sull' oliva.* Redia. Vol. 5. 1908.

Pax, Ferd. *Studien an westindischen Aktinien.* Zool. Jahrb. Suppl. 11. 1910.

— — *Die Aktinien.* Spengels Ergeb. u. Fortschr. d. Zool. Bd. 4. 1914.

— — *Die Antipatharien.* Zool. Jahrb. Abt. Syst. Bd. 41. 1918.

Pečenko, Boris. *Sur la structure et le cycle évolutif de Bacillopsis stylopygae n. g. n. sp.* Bull. de l'Acad. Sc. de Cracovie. Cl. Sc. mat. et nat. 1908.

Peklo, J. *Über symbiontische Bakterien der Aphiden.* (Vorl. Mitteil.) Ber. Deutsch. bot. Gesellsch. Bd. 30. 1912.

— — *Über die Blutlaus.* (Tschechisch.) Landwirtsch. Archiv. Jahrg. 7. 1916. (*O mšici krvavé.* Zemědělského Archivu)

Penard, E. *Sur la présence de la chlorophylle dans les animaux.* Arch. Sc. phys. et. nat. (3). T. 24. 1890.

— — *La chlorophylle dans le règne animal.* Arch. des sc. phys. et natur. 3. Pér. T. 24. 1890.

— — *Faune rhizopodique du bassin du Léman.* Geneve. 1902.

— — *Sur une Difflugie nouvelle des environs de Génève.* Rev. suisse de Zool. Tom. 16. 1908.

— — *Observations sur quelques Protozoaires peu connus ou nouveaux.* Rev. suisse de Zool. Tom. 25. 1917.

Péron. *Mémoire sur le nouveau genre Pyrosoma.* Ann. du Mus. d'hist. natur. T. 4. 1804.

Pesch, A. J. van. *The Antipatharia of the Siboga-Expedition.* Siboga-Expeditie. Monogr. 17. 1914.

Peters, A. W. *Phosphorescence in Ctenophores.* Journ. exper. Zool. Vol. 2. 1905.

Petri. *Ulteriori ricerche sopra i batteri che si trovano nell' intestino della larva della Mosca olearia.* Rend. R. Acc. Lincei. Vol. 14. 1905.

— — *Nuove ricerche sopra i batteri della Mosca olearia.* Ibid. Vol. 15. 1906.

Petri. *In qual modo i batteri della Mosca olearia sieno trasmessi dell' adulto alla larva.* Ibid. Vol. 16. 1907.

— — *Ricerche sopra i batteri intestinali della Mosca olearia.* Mem. della R. Stazione di Patologia vegetale. Roma 1909.

— — *Annales mycologici.* Bd. 7. 1909. (Zitiert nach Portier 1918.)

Philiptschenko. *Über den Fettkörper der schwarzen Küchenschabe (Stylopyga orientalis).* Russisch. Revue Russe entomol. 1907. 1908.

Pictet, C. *Études sur les Hydraires de la baie d'Amboine* Rev. suisse de Zoolog. Vol. 1. 1893.

Polimanti, O. *Über das Leuchten von Pyrosoma elegans Les.* Zeitschrift f. Biologie. Bd. 55. 1911.

Popofsky, A. *Acanthometra.* Ergebnisse der Planktonexpedition. Kiel und Leipzig 1904.

Porta, A. *Ricerche sull' Aphrophora spumaria.* Rend. Ist. Lomb. (2). Vol. 33. 1900.

— — *La secrezione della spuma nell' Aphrophora.* Mont. Zool. Ital. Vol. 12. 1901.

Portier, Paul. *Digestion phagocytaire des chenilles xylophages des Lepidoptères. Exemple d'union symbiotique entre un Insecte et un Champignon.* C. R. Soc. Biol. T. 70. 1911.

— — *Recherches physiologiques sur les Champignons entomophytes.* Paris. Lechevallier. 1911.

— — *Passage de l'asepsie à l'envahissement symbiotique humoral et tissulaire par les microorganismes dans la série des larves des Insectes.* C. R. Soc. Biol. T. 70. 1911.

— — *Résistance aux agents chimiques de certaines races du B. subtilis provenant des insectes.* C. R. Acad. Sc. T. 161. 1915.

— — *Rôle physiologique des symbiotes.* C. R. Acad. Sc. T. 165. 1917.

— — *Recherches sur les microorganismes symbiotiques dans la série animale.* C. R. Acad. Sc T. 165. 1917.

— — *Les Symbiotes.* Paris. Masson. 1918.

Portier, P. et **Bierry, H.** *Importance de la fonction cétonique dans le metabolisme. Sa création par les symbiotes.* C. R. Acad. Sc. T. 167. 1918.

Pierantoni, Umb. *L'origine di alcuni organi d'Icerya purchasi e la simbiosi ereditaria.* Boll. Soc. Nat. Napoli. Vol. 23. 1909.

— — *Origine e struttura del corpo ovale del Dactylopius citri e del corpo verde dell' Aphis brassicae* Boll. Soc. Natur. Napoli. Vol. 24. 1910.

— — *Ulteriori osservazioni sulla simbiosi ereditaria degli Omotteri.* Zool. Anzeiger. Bd. 35. 1910.

— — *Sul corpo ovale del Dactylopius citri.* Boll. Soc. Natur. Napoli. Vol. 24. 1911.

— — *Studi sullo sviluppo d'Icerya purchasi Mask.* Parte I. *Origine ed evoluzione degli elementi sessuali femminili.* Arch. Zool. Vol. 5. 1912. Parte II. *Origine ed evoluzione degli organi sessuali maschili. Ermafroditismo.* Ebenda. Vol. 7. 1914. Parte III. *Osservazioni di Embryologia.* Ebenda. Vol. 7. 1914.

— — *La simbiosi ereditaria.* Natura. Revista mensile di Science Naturali. Vol. 3. 1912.

— — *Struttura ad evoluzione dell' organo simbiotico di Pseudococcus citri Risso, e ciclo biologico del Coccidomyces dactylopii Buchner.* Arch. Protistenk. Bd. 31. 1913.

— — *La luce degli insetti luminosi e la simbiosi ereditaria.* Rend. delle R. Accad. Science Fis. e Math. Napoli. Fasc. 1. 1914.

Pierantoni. Umb. *Sulla luminosità e gli organi luminosi di Lampyris noctiluca L.* Boll. Soc. Natur. Napoli. Vol. 27. 1914.

— — *Osservationi su Aphrophora spumaria.* Boll Soc. Natur. Napoli. Vol. 24. 1911.

— — *Nuove osservazioni sulla luminosità degli animali.* Rend. R. Accad. Sc. Fis. e Mat. Napoli. 1917.

— — *Organi luminosi, organi simbiotici e glandula nidamentale accessoria nei Cefalopodi.* Boll. Soc. Natur. in Napoli. Vol. 30 (Ser. II vol. 10). 1917.

— — *I microorganismi fisiologici e la luminescenza degli animali.* Scientia. Vol. 23. 1918.

— — *Le simbiosi fisiologiche e la attività dei plasmi cellulari.* Rivista di Biologia. Vol. 1. 1919.

— — *Gli organi simbiotici e la luminescenza batterica dei Cephalopodi.* Pubblicazioni della Staz. zoolog. Napoli. Vol. 2. 1918.

Potts, Edw. *Contributions towards a Synopsis of the American Forms of Fresh-water Sponges.* Proceed. Acad. Nat. Sc. Philadelphia. 1887.

Pratt, Edith M. *The assimilation and distribution of nutriment in Alcyonium digitatum (prel. account).* Reports Brit. Assoc. Section D. 1903.

— — *The Alcyonaria of the Maledives.* II. Fauna and Geography of the Maledive and Laccadive Archipelagoes. Vol. 2. Part. 1. 1903.

— — *Some Alcyonidae from Ceylon.* Herdman Report Ceylon Pearl Oyster Fishery. Roy. Society. Vol. 3. 1905.

— — *The digestive organs of the Alcyonaria and their relation to the mesogloeal cell-plexus.* Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 49. 1906.

Pringsheim, H. *Die Variabilität niederer Organismen.* Berlin 1910.

Putnam, J. D. *Biological and other notes on Coccidae.* Proc. Davenport Acad. Vol. 2. 1880.

Pütter. *Der Stoffwechsel der Aktinien.* Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 12. 1911.

Quatrefages, A. de. *Observations sur les noctiluques.* Ann. Sc. nat. 3. Ser. Zool. t. 14. 1850.

Regaud, Cl. *Mitochondries et symbiotes.* Compt. rend. Soc. Biol. T. 82. 1918.

Retterer. *De la nature et de l'origine des plaquettes sanguines.* C. R. Soc. biol. T. 78. 1915.

Rogerson, W. *On the Glow-worm.* Phil. mag. Vol. 58. 1821.

Romieu, André. *Sur les mouvements intracytoplasmiques des mitochondries.* C. R. Soc. Biol. T. 70. 1911.

Roß, H. *Über verpilzte Tiergallen.* Ber. Deutsch. bot. Ges. Bd. 32. 1914.

Del Rosso, R. *Pesche e peschiere antique e moderne nell' Etruria marittima.* Vol. 1. Firenze. 1905.

Roux, L. *Faune infusorienne des eaux stagnante.* Genève 1901.

Ryder, J. A. *On the chlorophylloid Granules of Vorticella.* Proc. U. S. Nat. Mus. Vol. 7. 1884.

Sabussow, H. *Beobachtungen über die Turbellarien der Inseln von Solowetzk.* Trudi Obsh. jestestwoispitat. imp. Kasansk. Univ. Vol. 34. 5. 1900.

Salensky, W. *Beiträge zur Embryonalentwicklung der Pyrosomen.* Zool. Jahrb. Bd. 4. Abt. Anat. 1891. Bd. 5. 1892.

Sallit, J. A. *On the chlorophyll Corpuscules of some Infusoria.* Quart. Journ. micr. Sc. (3). Vol. 24. 1884.

Sartory et **Clerc.** *Flore intestinale de quelques Orthoptères.* C. R. Soc. Biol. T. 61. 1908.

Schaudinn, Fr. *Untersuchungen über den Generationswechsel von Trichosphaerium Sieboldi.* Anh. Abhandl. Kgl. preuß. Akad. d. Wissensch. Berlin 1899.

— — *Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosoma und Spirochäte.* Arb. kais. Gesundheitsamt. Bd. 20. 1904.

Schewiakoff, W. *Beiträge zur Kenntnis der holotrichen Ciliaten.* Bibliotheca zoologica. Heft 5. Cassel 1889.

— — *Bemerkungen zu der Arbeit von Prof. Famintzin über Zoochlorellen.* Biolog. Zentralbl. Bd. 11. 1891.

Schimper, W. *Untersuchungen über die Chlorophyllkörner und die ihnen homologen Gebilde.* Jahrb. f. wiss. Botanik. Bd. 16. 1885.

Schmarda, L. *Zur Naturgeschichte der Adria.* Denkschrift K. Akad. Wiss. Wien. Math.-nat. Cl. Bd. 4. Abh. 2. 1852.

Schmid, C. A. *Versuche über die Insekten.* Bd. 1. Gotha 1803.

Schmidt, P. *Über das Leuchten der Zuckmücken (Chironomiden).* Zool. Jahrb. Abt. System. Bd. 8. 1894—95.

Schmidt, N. J. *Bau und Lebenserscheinungen zweier neuer Ciliaten.* Sitzungsb. Niederrh. Ges. Natur- u. Heilk. Bonn 1919.

Schneider, A. *Zur Kenntnis der Radiolarien.* Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 21. 1871.

Schneider, K. C. *Lehrbuch der vergleichenden Histologie.* Jena 1902.

Schneider, Orelli, Otto. *Die Übertragung und Keimung des Ambrosiapilzes von Xyleborus (Anisandrus) dispar F.* Naturwiss. Zeitschrift f. Land- u. Forstwirtsch. 9. Jahrg. 1911.

Schuberg, A. *Über den Bau der Bursaria truncatella, mit besonderer Berücksichtigung der protoplasmatischen Strukturen.* Morphol. Jahrb. Bd. 12. 1886.

Schultze, M. *Zur Kenntnis der Leuchtorgane von Lampyris splendidula.* Arch. micr. Anat. Bd. 1. 1865.

— — *Beiträge zur Naturgeschichte der Turbellarien.* Greifswald 1851.

— — *Über den Organismus der Polythalamien.* Leipzig 1854.

— — *Beobachtung über die Fortpflanzung der Polythalamien.* Arch. Anat. Phys. Wiss. Med. 1856.

Schulze, Fr. E. *Rhizopodenstudien.* Arch. mikr. Anat. Bd. 11. 1875.

— — *Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Spongien.* 6. Mitteilung. *Die Gattung Spongelia.* Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 32. 1878.

— — *Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Spongien.* 8. Mitteilung. *Die Gattung Hircinia Nardo und Oligoceras n. g.* Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 33. 1879.

Secchi, P. *Nouvelles observations sur les lumières phosphorescentes animales.* Ann. d. Sc. Nat. 5. Ser. Zool. Vol. 16. 1872.

Seeliger, O. *Die Pyrosomen der Planktonexpedition.* Ergeb. Plankt. Exped. Kiel und Leipzig. 1895.

Sekera, D. E. *Einige Beiträge zur Lebensweise von Vortex hellus (viridis M. Sch.).* Zool. Anz. Bd. 26. 1903.

— — *Anatomie a histologie Derostoma typhlops.* Věstnik uč. spol. Praze 1888.

— — *Ergebnisse meiner Studien an Derostoma typhlops.* Zool. Anz. Bd. 9. 1886.

Selenka, E. *Zur Entwicklung der Holothurien.* Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 27. 1876.

Sell. Dissertation. München 1919. Ungedruckt.

Semon, R. *Die Entwicklung der Synapta digitata.* Jenaisch. Zeitschr. Naturwissensch. 22. Bd. N. F. 15.

Semper. *Die natürlichen Existenzbedingungen der Tiere.* Leipzig 1880.

Siebold, Th. v. *Über einzellige Pflanzen und Tiere.* Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 1. 1849.

Signoret. *Essai monographique sur les Aleurodes.* Ann. Soc. entom. France (4). Vol. 8. 1867.

Sikora, H. *Vorläufige Mitteilung über Mycetome bei Pedikuliden.* Biol. Zentralbl. Bd. 39. 1919.

Silliman. *Untersuchungen über Turbellarien Nordamerikas.* Z. f. wiss. Zool. Bd. 41. 1885.

Sorby, H. C. *On the colouring Matter of Bonellia viridis.* Quart. Journ. micr. Sc. (3). Vol. 15. 1875.

— — *On comparative vegetable Chromatology.* Proc. Roy. Soc. London. Vol. 21. 1873.

— — *On the Chromatological Relations of Spongilla fluviatilis.* Quart. Journ. micr. Sc. (3). Vol. 15. 1875.

Steche, O. *Hydra und die Hydroiden.* Leipzig 1911.

Stein, Fr. *Die weiblichen Geschlechtsorgane der Käfer.* Vergl. Anatomie und Physiologie der Insekten. 1. Monographie. Berlin 1847.

— — *Der Organismus der Infusionstierchen.* Leipzig 1859—1867.

Steinmann, P. und **Breßlau, E.** *Die Strudelwürmer.* Leipzig 1913.

Steinach, E. *Die Summation einzeln unwirksamer Reize als allgemeine Lebenserscheinung.* Pflügers Archiv. Bd. 125 1908.

Steuer, A. *Planktonkunde.* Leipzig 1910.

Stevens, N. M. *A study of the germ cells of Aphis rosae and Aphis oenotherae.* Journ. exper. Zool. Vol. 2. 1905.

Stiasny, G. *Über die Beziehungen der sog. „gelben Zellen" zu den koloniebildenden Radiolarien.* Arch. f. Protistenk. Bd. 19. 1910.

— — *Zur Kenntnis der gelben Zellen der Sphärozoen.* Biol. Zentralbl. Bd. 30. 1910.

Strindberg, H. *Embryologische Studien an Insekten.* Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 106. 1913.

— — *Zur Entwicklungsgeschichte der oviparen Cocciden.* Zool. Anz. Bd. 50. 1919.

Stschelkanowzew, J. *Die Entwicklung der Cunina proboscidea Metschn.* Mitt. zool. Stat. Neapel. Bd. 17. 1906.

Stuart, A. *Neapolitanische Studien.* Göttinger Nachrichten. 1870. (Nach Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd 22.)

Svedelius, Nils. *Über einen Fall von Symbiose zwischen Zoochlorellen und einer marinen Hydroide.* Svensk. Botanisk Tidskrift. Bd. 1. 1909.

Swammerdam, Joh. *Bibel der Natur.* Aus dem Holländischen übersetzt. Leipzig 1752.

Tannreuther, G. W. *History of the Germ cells and early Embryology of certain Aphids.* Zool. Jahrb. Abt. Anat. 24. Bd. 1907.

Trendelenburg, W. *Versuche über den Gaswechsel bei Symbiose zwischen Algen und Tier.* Arch. f. Anat. und Physiol. Abt. Phys. 1908.

Trojan, E. *Bakteroiden, Mitochondrien und Chromidien. Ein Beitrag zur Entwicklung des Bindegewebes.* Arch. mikr. Anat. Bd. 93. Abt. 1. 1919.

Tubeuf, C. von. *Zweigtuberkulose am Ölbaum, Oleander und der Zirbelkiefer.* Naturw. Zeitschrift f. Forst- und Landwirtschaft. 9. Jahrg. 1911.

Uexküll, J. v. *Leitfaden in das Studium der experimentellen Biologie.* Wiesbaden 1905.
Verworn, M. *Ein automatisches Zentrum für die Lichtproduktion bei Luciola italica.* Zentralbl. f. Physiol. Bd. 6. 1892.
Vigne, Paul. *Le Mythe des Symbiotes.* Referat. L'Avenir médical. 16. Jahrg. 1919.
Vogt. *Ocean und Mittelmeer.* II. 1848.
— *Zoologische Briefe. Naturgeschichte der lebenden und untergegangenen Tiere.* I. 1851.
— *Recherches sur les animaux inférieurs de la Mediterranée.* Mem. Inst. Nat. Génevois. t. 1. 1854.
Vogt und **Jung.** *Traité d'Anatomie comparée practique.* 1888/89.
Volz, W. *Contribution à l'étude de la faune turbell. de la Suisse.* Revue Suisse Zool. Vol. 9. 1901.
Vonwiller, Paul. *Anatomische Bemerkungen über den Bau der Leuchtorgane von Lampyris splendidula.* Festschrift f. Zschokke. Basel 1920.
Vosmaer, G. C. J. *Spongien.* Bronns Klassen und Ordnungen. 2. Bd. 1887.
Weber, M. und **Weber, A.** *Quelques nouveaux cas de Symbiose.* Zoolog. Ergebnisse einer Reise in Niederl. Ostindien. Leiden 1890—91.
Weldon, W. F. R. *Haplodiscus piger; a new pelagic organism from the Bahamas.* Quart. Journ. micr. Sc. Vol. 29. 1889.
Wesenberg-Lund. *Beiträge zur Kenntnis des Lebenszyklus der Zoochlorellen.* Intern. Revue Hydrob. u. Planktonk. Bd. 2. 1909.
Wielowiejski, M. *Studien über die Lampyriden.* Leipzig 1882.
Will, L. *Entwicklungsgeschichte der viviparen Aphiden.* Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 3. 1889.
Wilson, E. B. *The heliotropism of Hydra.* Amer. Naturalist. Vol. 25. 1891.
Winter, Fr. *Zur Kenntnis der Thalamophoren. 1. Untersuchung über Peneroplis pertusus Forsk.* Arch. Protistenk. Bd. 10. 1907.
Withney, D. D. *Artificial removal of the green bodies of Hydra viridis.* Biol. Bull. Woods Holl. Bd. 13. 1907.
Witlaczil, E. *Zur Anatomie der Aphiden.* Arb. zool. Inst. Wien. Bd. 4. 1882.
— — *Entwicklungsgeschichte der Aphiden.* Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 40. 1884.
— — *Die Anatomie der Psylliden.* Ebenda. Bd. 42. 1885.
Wollman, Eug. *Sur l'élevage des mouches stériles.* Ann. Inst. Pasteur. T. 25. 1911.
Woltereck, R. *Über die Entwicklung der Velella aus einer in der Tiefe vorkommenden Larve.* Zool. Jahrb. Suppl. 7. 1904.
Wright, Perc. *Nature.* Februar 1882.
Wrzésniowski. *Beiträge zur Naturgeschichte der Infusorien.* Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 29. 1879.
Wülker, G. *Über das Auftreten rudimentärer akzessorischer Nidamentaldrüsen bei männlichen Cephalopoden.* Zoologica. Heft 47. 1912.
Zikes und **Kossowicz.** Zeitschr. f. Gärungsphysiologie. 1912.
Zirpolo, G. *Ricerche su di un bacillo fosforescente che si sviluppa sulla Sepia officinalis (Bacillus sepiae n. sp.).* Bol. Soc. Natur. Napoli. Vol. 31. 1917.
Zykoff. *Zur Turbellarienfauna der Umgebung von Moskau.* Zool. Anz. 1892.

Register

D

E

K

N

O

P

Q

R

T

U

V

Druckfehler:

Lies: Myrionema statt Myriothela S. 81, Figurenerklärung und S. 84, Zeile 15 v. u.
Zoochlorellen statt Zooxanthellen S. 137, Z. 18 v. u.
Cholodkowsky statt Cholodowsky S. 149, Z. 3 v. o.; S. 155, Zeile 3 v. o.; S. 158, Zeile 4 v. o; S. 435 Zeile 14 v. o.
Blutlaus statt Blattlaus S. 219, Fußnote.
Meves statt Mewes S. 405, Zeile 2 v. u.

Tafelerklärungen

Die Figuren sind nach den lebenden Hefen mit Hom. Imm. 2 mm und Comp. oc. 8 auf Objekthöhe gezeichnet.

Tafel I

Fig. 1. Lecanium spec. (nicht mit Sicherheit zu bestimmen).

Fig. 2. Lecanium longulum.

Fig. 3. Lecanium corni.

Fig. 4. Pulvinaria psidii.

Fig. 5. Lecanium tesselatum.

Fig. 6. Lecanium hesperidum, auf Anthurium.

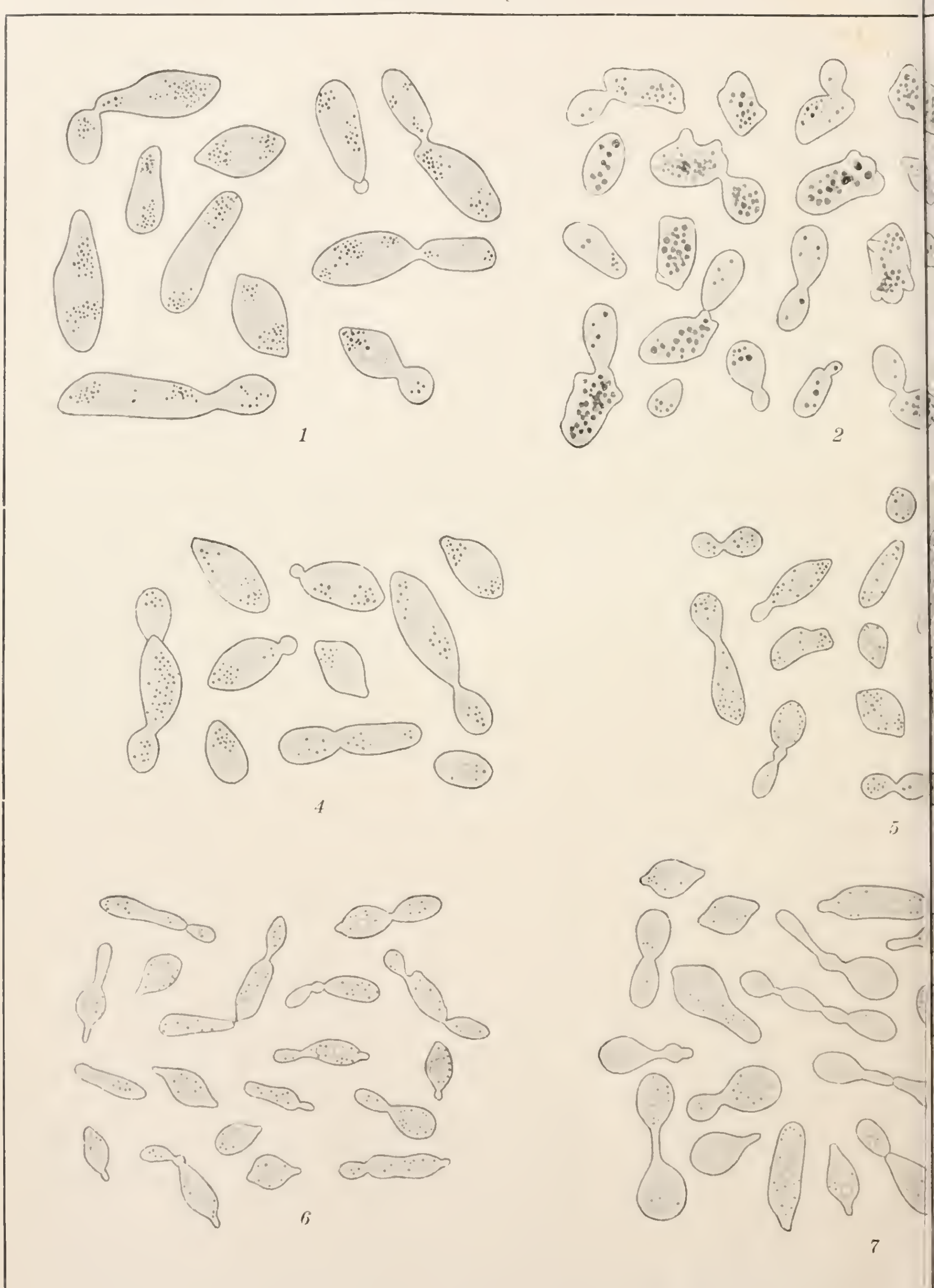
Fig. 7, 8. Lecanium hesperidum, auf Evonymus.

Tafel II

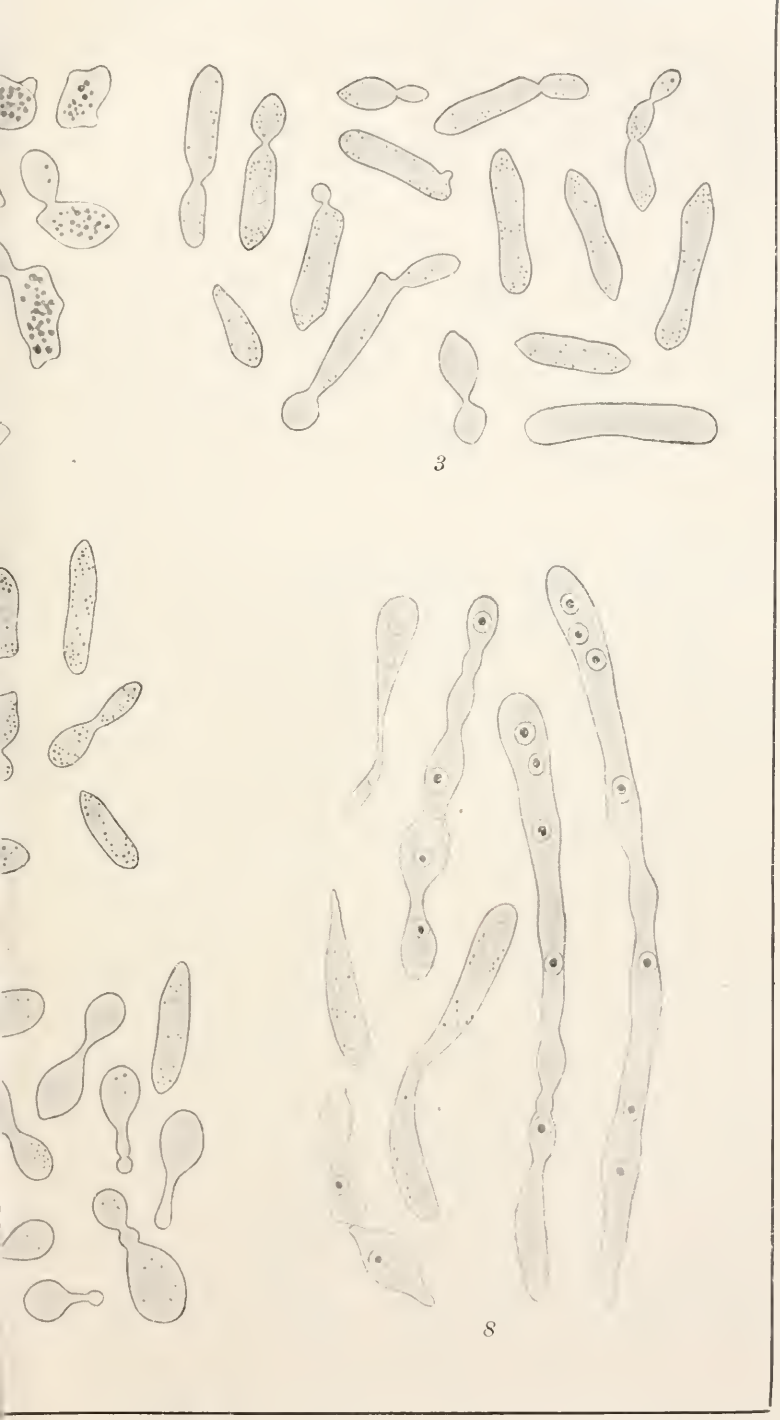
Fig. 1. Lecanium hemisphaericum, auf Aspidium.

Fig. 2. Lecanium hemisphaericum, auf Psidium.

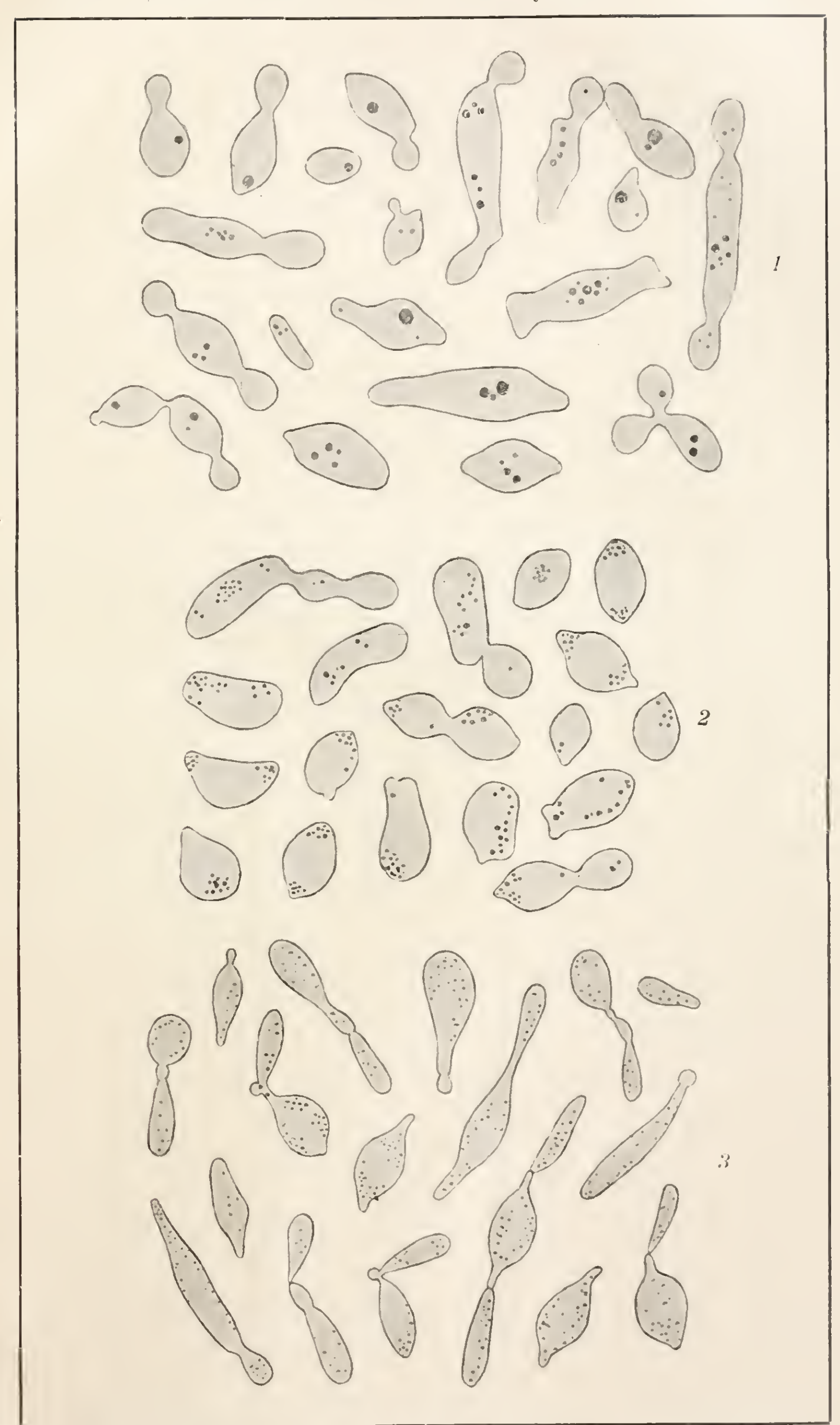
Fig. 3. Physokermes abietis.



Buchner gez.



Verlag von Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35



Buchner gez.

Verlag von Gebrüder Borntraeger in Berlin W 35

